

**Systematik, Phylogenie, Taphonomie
und Paläökologie der Insekten aus dem
Mittel-Eozän des Eckfelder Maares,
Vulkaneifel**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften

vorgelegt von

Dipl.-Geol. Torsten Wappler
aus Georgsmarienhütte / Niedersachsen

genehmigt von der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Technischen Universität Clausthal

Tag der mündlichen Prüfung

11.04.2003

Vorsitzender der Promotionskommission: Prof. Dr. J. Fertig (Clausthal)

Hauptberichterstatter: Prof. Dr. C. Brauckmann (Clausthal)

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H.-J. Gursky (Clausthal)

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Rust (Bonn)

Diese Arbeit wurde am Institut für Geologie und Paläontologie
der Technischen Universität Clausthal angefertigt

Gefördert durch die DFG im Rahmen des Projektes
„Insekten Mitteleozän Eckfeld“ (LU 794/1-1, 1-2)

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Dr. H. LUTZ (Mainz), dem ich den ersten Kontakt mit fossilen Insekten aus dem Eckfelder Maar während eines Grabungspraktikums 1995 verdanke. Ferner hat er entscheidend zur Entstehung des Projektes beigetragen. Ihm sei hier auch für die ständige Diskussionsbereitschaft, die vielen fachlichen Informationen, die kritische Durchsicht früherer Manuskriptversionen und vor allem aber der Bereitstellung von Literatur aus seiner unerschöpflichen Bibliothek gedankt.

Herrn Prof. Dr. C. BRAUCKMANN (Clausthal) möchte ich für die Betreuung, dem steten Interesse am Fortgang der Arbeit, den fruchtbaren Diskussionen und vielen Literaturhinweisen, der Hilfe bei der Ableitung lateinischer Wortstämme und nicht zuletzt der Bereitstellung eines Arbeitsplatzes recht herzlich danken.

Prof. Dr. H.-J. GURSKY (Clausthal) und Prof. Dr. J. RUST (Bonn) übernahmen dankenswerterweise das Korreferat der Arbeit. Herrn Prof. Dr. J. RUST sei vor allem auch für die vielfältigen Anregungen und Hilfestellungen gedankt. Er hat ebenfalls entscheidend zur Entstehung des Projektes beigetragen.

Bei Prof. Dr. M.S. ENGEL (Lawrence) und seinem Team möchte ich mich für die intensiven Diskussionen über fossile und rezente Hymenoptera und die Gastfreundschaft während meines Aufenthaltes an der University of Kansas bedanken. Gleiches gilt für Prof. Dr. N.M. ANDERSEN (Kopenhagen), der meinen Aufenthalt in Kopenhagen sehr angenehm, produktiv und informativ gestaltete.

Folgenden Personen, die durch Diskussionen, Literatur, Vergleichsmaterial oder andere wertvolle Hinweise zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben, sei herzlich gedankt: Prof. Dr. C. BARONI-URBANI (Basel), Dr. G. BECHLY (Stuttgart), Dr. C.L. BELLAMY (Los Angeles), E. GÖRGNER (Dessau), Dr. E. GRÖNING (Clausthal), Dr. M. FELDER (Messel), Dr. M.J. FLETCHER (Orange, N.S.W.), Dr. Th. HÖRN-SCHEMEYER (Göttingen), Dr. W. KRZEMINSKI (Krakow), Prof. Dr. C.C. LABANDEIRA (Washington, D.C.), Prof. Dr. R.G. MARTINS-NETO (Ribeirão-Preto), Dr. T. MYLES (Toronto), Prof. Dr. P. NAGEL (Basel), Dr. J. PETRULEVICIUS (derzeit Paris), Dr. S. PODENAS (Vilnius), Dr. W. RISS (Münster), Dr. M. SACHSE (Mainz), Dr. W. SCHAWALLER (Stuttgart), Dr. K.S. ULLRICH (Bonn), Prof. Dr. W. VAN BERK (Clausthal), Dr. S. WEDMANN (Göttingen), Prof. Dr. W. WICHARD (Köln) und Dr. C.W. YOUNG (Pittsburgh).

Frau cand. geol. I. SCHNEIDER (Clausthal) möchte ich für die zeitaufwendige Überprüfung und Ergänzung der Insekten-Datenbank danken.

Herrn K. GRAHL (Grafenwöhr) danke ich für das interessante Blattaria-Vergleichsmaterial aus Südamerika und Afrika, das er mir aus seiner Sammlung überlassen hat.

Abschließend danke ich meiner Freundin Nicole DETERT für die liebevoll gewährten Freiheiten und die erduldeten Entbehrungen der vergangenen Jahre sowie die tatkräftige Unterstützung in allen außerberuflichen Belangen.

Das in der vorliegenden Arbeit beschriebene Material wird im Naturhistorischen Museum / Landesammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz aufbewahrt.

Kurzfassung

Die reiche, aber bislang noch kaum untersuchte Insektentaphozönose aus den mitteleozänen Ablagerungen des Eckfelder Maares wird erstmals umfassend vorgestellt. Sie bietet für die Zeit des weltweit letzten Klimaoptimums die einmalige Gelegenheit für detaillierte Vergleiche mit den ebenfalls (mittel)eozyänen und relativ gut bekannten Taphozönosen von Messel und des Geiseltals. Ferner erlaubt sie eine recht weitgehende Rekonstruktion der naturräumlichen Gliederung des ehemaligen Maarsees und dessen Umfeld. Diese Ergebnisse sind mit davon unabhängig gewonnenen Resultaten (z.B. aus der Untersuchung der Sedimente und der Flora des Eckfelder Maares) gut in Einklang zu bringen.

Grundlage dieser Untersuchungen ist die gründliche systematische Bearbeitung der Eckfelder Insekten-Taphozönose, die derzeit 4617 geborgene Insekten umfasst. Die Funde sind in der Regel ausgezeichnet erhalten und zeigen teilweise auch die Überlieferung feinsten Strukturen und Farben. Die Taphozönose wird deutlich von terrestrischen Taxa dominiert. Wasserbewohnende Insekten oder auch aquatische Larvenstadien fehlen fast vollständig. Nach Auswertung aller Funde stellen die Coleoptera nahezu 84 % aller Funde und sind mit 21 Familien vertreten. Unter ihnen liefern allein Angehörige der Curculionoidea (Brentidae und Curculionidae) über 40 % der Funde. Zweithäufigstes Käfer-Taxon sind die Chrysomelidae, gefolgt von den Elateridae, Scarabaeidae, Buprestidae und Tenebrionidae. Odonata sind ausgesprochen selten und nur mit einigen isolierten Flügeln, teilweise mit originärem Farbmuster, nachgewiesen. Auch die Dermaptera, Blattaria, Isoptera, Diptera, Plecoptera und Phthiraptera sind nur mit wenigen Funden oder gar Einzelfunden vertreten. Formenreicher überliefert sind dagegen die Auchenorrhyncha und Heteroptera. Angehörige der Trichoptera sind mit vier Köchertypen nachgewiesen. Eine besonders interessante Gruppe sind die Hymenoptera, die neben den Apoidea, mit vielen Exemplaren von Formicidae vertreten sind. Es handelt sich ausschließlich um geflügelte, weibliche oder männliche Geschlechtstiere. Das neue Material aus dem Eckfelder Maar ist von so herausragender Qualität, dass es eine Neubearbeitung und Revision der bislang aus Eckfeld bekannten Gattung *Eckfeldapis* erlaubt.

Die Untersuchung der bislang nur von Eckfeld und Messel mit vollständigen Individuen bekannten Formicinae (Formicidae) hat gezeigt, dass das Ausmaß der intraspezifischen Variabilität und des möglichen Merkmalswandels über die Zeit des Geiseltalium (4-5 Ma) für die Angehörigen der Gattung *Formicium* nur gering ist, so dass man die Eckfelder und Messeler Exemplare als konspezifisch ansehen kann. Ähnliche Ergebnisse lieferten auch die Untersuchungen bei Angehörigen der Elateridae, Buprestidae, Chrysomelidae, die teilweise eine deutliche Übereinstimmung mit Taxa aus der Grube Messel und dem Geiseltal zeigen.

Die große Vielfalt von xylophagen und parasitisch lebenden Taxa lässt auf ein walddreiches und sehr komplex zusammengesetztes Ökosystem in der Umgebung des ehemaligen Kratersees schließen. Aufgrund der Verteilung bestimmter Taxa, vornehmlich von Angehörigen der Heteroptera, scheint sich anzudeuten, dass temporär immer wieder vegetationsfreie Flächen in direkter Seennähe entstanden sein könnten. Diese xerothermen Habitate waren somit zumindest kleinräumig und zeitlich befristet vorhanden und könnten entsprechenden Insekten episodisch günstige Lebensbedingungen geboten haben.

Bei der systematischen Bearbeitung der Eckfelder Insekten-Taphozönose hat sich gezeigt, dass ein Großteil der nachgewiesenen Taxa heute ihren Verbreitungsschwerpunkt in subtropischen bis tropischen Klimaten hat. Taxa, die heute eine eher paläarktische bis holarktische Verbreitung aufweisen, treten dagegen zahlenmäßig stark zurück. Es ergeben sich vor allem enge paläobiogeographische Beziehungen zu Süd-Amerika und dem SE-asiatischen Raum, also Gebieten, die vormalig dem Großkontinent "Gondwana" angehörten.

Angehörige der Apinae zeigen unerwartet enge Bezüge zum Baltischen Bernstein, wie sie bislang für Insektenfossilien aus limnischen Ablagerungen noch nicht bekannt waren. Ähnlich enge Bezüge sind auch für andere Insektentaxa nachweisbar (z.B. Carabidae: Paussinae, Gerromorpha).

Taxon- und fundstellenspezifische Aspekte der Taphonomie wurden über das ganze Grabungsprofil untersucht. Es hat sich gezeigt, dass neben dem dominierenden Prozess der Frachtsonderung vor allem Veränderungen der ökologischen Bedingungen im Lebens- und Ablagerungsraum durch "Salinitätsänderungen" im Monimolimnion und Seespiegelschwankungen bestimmt werden. Unterstützt werden diese Beobachtungen durch isotopengeochemische Untersuchungen an authigenen Sideriten, die einen wesentlichen Beitrag zur paläolimnologischen Rekonstruktion leisten. Allgemein ist zu beobachten, dass in Profilabschnitten mit hohem Sideritanteil Coleoptera relativ häufiger sind als in Profilabschnitten mit geringem Sideritgehalt.

Hinweise auf ein sich allmählich verschlechterndes Klima liefert die Insekten-Taphozönose des Eckfelder Maares bislang nicht. Vielmehr sprechen viele Fakten für ein subtropisches, monsunaes Wechselklima mit einer ausgeprägten Wintertrockenheit und humiden bis semihumiden Sommermonaten, wie es heute in SE-Asien Bereichsweise ausgeprägt ist und vermutlich auch während des Klimaoptimums im Grenzbereich zwischen Paläozän und Eozän (PETM = Paleocene-Eocene Thermal Maximum) in ganz Mitteleuropa verbreitet gewesen ist.

Abstract

The rich insect taphocoenosis from the Middle Eocene lacustrine deposits of the Eckfelder Maar is comprehensively presented for the first time. Comparison between this fossil record and the insect taphocoenoses from Messel and the Geiseltal permit detailed insights into Middle Eocene paleoecosystems, the last epoch with a worldwide greenhouse climate. Furthermore, this study permits a rather extensive reconstruction of this now extinct ecosystem. The results are in congruence with other data, for example, from sedimentological and paleobotanical researches.

In total, the Eckfelder Maar insect taphocoenosis contains 4617 fossil specimens. Most of them are in good condition with a potential for exceptional details of preservation. This fossil record documents a highly diverse terrestrial fauna and flora, while aquatic life is rather poor in species. The insect taphocoenosis is predominantly composed of Coleoptera (84 %). They consist of 21 families among which the Curculionoidea (Curculionidae and Brentidae) is the dominant group, comprising 40 % of all specimens. In second place are Chrysomelidae which are quite common. Elateridae, Scarabaeidae, Buprestidae, and Tenebrionidae are also frequently found. Odonata are extremely rare, represented only by isolated wings but in one instance preserved with the original wing pattern. Dermaptera, Blattaria, Isoptera, Diptera, Plecoptera, and Phthiraptera are represented by only a few fossils. Much more common are Auchenorrhyncha and Heteroptera. Trichoptera are recorded from the Eckfelder Maar by four different types of portable tube-cases, body fossils are absent. Main research has focused on Hymenoptera which show a great diversity in Apoidea (bees) and Formicidae (ants), the latter exclusively represented by winged reproductives (male and female). The new material from Eckfeld is in such excellent condition that bees could completely be revised.

Analysis of the giant ants from the extinct subfamily Formiciinae, known only from Eckfeld and Messel by complete specimens, shows that the intraspecific variability during the Geiseltalian time period (4-5 Ma) is negligible. Specimens from both localities are probably conspecific. Similar results could be proposed for representatives of Elateridae, Buprestidae, and Chrysomelidae. In these groups, as well as in some others, the original structural colouring is preserved, comparable with taxa from Messel and Geiseltal.

Altogether there are numerous xylophagous and parasitic insect taxa present. They indicate densely wooded surroundings, with a highly complex paleoecosystem. The disposal of heteropterian taxa over the digging profile clearly shows that some kind of temporary xerothermic habitats (e.g., small, restricted temporary areas without vegetation) were also present close to the maar.

The systematic revision of the Eckfelder taphocoenosis reveals that most of the taxa are generally allied with lineages that are now inhabiting tropical or subtropical climates. Taxa with a Palearctic or Holarctic distribution are less common. The main paleobiogeographic pattern shows strong relationships to faunas from South America and SE-Asia, i.e. continents previously allocated to Gondwana.

The Apinae show a strong relationship to groups currently known from the roughly contemporaneous and geographically near Baltic amber. This also applies to some other insect taxa (e.g., Carabidae: Paussinae and Gerromorpha).

Taphonomic aspects are investigated over the whole section of the digging site. Besides the dominant process of selectivity during the post-mortem drifting on the water surface, effects of water density (e.g., changes of the electrolyte concentration in the monimolimnion), and water level changes determine the composition of the assemblages of fossil insects. These investigations are supported by carbon and oxygen isotopes of authigen-formed siderite which are useful proxies for paleolimnologic models. The main trend in the corresponding profile segments clearly show that the curve for the siderite content correlates positively with the relative abundance of Coleoptera.

The Eckfelder Maar insect taphocoenosis shows no striking evidence for a cooling at the end of the Middle Eocene. By contrast, the fossils indicate a paratropical rainforest community, similar to recent ones in SE-Asia, and referring to the generally warm climate conditions prevailing in central Europe during the early Paleogene (PETM = Paleocene-Eocene Thermal Maximum).

Inhaltsverzeichnis

Danksagung

Kurzfassung

Abstract

1	Einleitung	1
2	Die Fossilagerstätte Eckfelder Maar	2
2.1	Regionalgeologische Einbindung	2
2.2	Geologischer Bau	2
2.3	Paläoökologische Charakteristika des ehemaligen Kratersees	4
2.4	Alter der Ablagerungen	4
2.5	Bisheriger Bearbeitung der Insekten des Eckfelder Maares	6
3	Material und Methoden	7
3.1	Material	7
3.2	Methoden	7
3.2.1	Dokumentation	7
3.2.2	Phylogenetische Methoden	7
3.2.3	Paläoökologische Rekonstruktion	7
4	Liste der benutzten Abkürzungen	9
5	Odonata (Libellen)	11
5.1	Zygoptera (Kleinlibellen)	11
5.2	Anisoptera (Großlibellen)	16
6	Plecoptera (Stein- und Uferfliegen) ?	18
7	Dermaptera (Ohrwürmer)	20
8	Blattaria (Schaben)	23
8.1	Blattidae	23
8.2	Blattellidae	24
8.3	Blaberidae	24
9	Isoptera (Termiten)	26
9.1	Mastotermitidae (Riesentermiten)	26
10	Orthoptera (Spring- oder Heuschrecken)	31
11	Phthiraptera (Tierläuse)	32
12	Hemiptera (Schnabelkerfe)	34
12.1	Auchenorrhyncha (Zikaden)	34
12.1.1	Cicadomorpha	34
12.1.1.1	Cicadoidea (Singzikaden)	34
12.1.1.2	Cercopoidea (Schaumzikaden)	35
12.1.1.3	Membracoidea (Zwerg- und Buckelzikaden)	38
12.1.2	Fulgoromorpha	39
12.1.2.1	Fulgoridae (Laternenträger)	39
12.1.2.2	Ricaniidae	40
12.2	Heteroptera (Wanzen)	42
12.2.1	Gerromorpha (Wasserläufer)	42
12.2.1.1	Gerridae	42
12.2.2	Aradidae (Rindenwanzen)	45
12.2.3	Lygaeidae (Bodenwanzen)	46
12.2.4	Cydnidae (Erdwanzen)	48
12.2.5	Acanthosomatidae (Stachelwanzen) ?	50
12.2.6	Pentatomidae (Baumwanzen)	50
13	Coleoptera (Käfer)	54
13.1	Archostemata	54
13.1.1	Cupedidae	54
13.2	Adephaga	57
13.2.1	Carabidae (Laufkäfer)	58
13.2.1.1	Paussinae (Fühlerkäfer)	60
13.2.2	Dytiscidae (Schwimmkäfer) ?	64

13.3 Polyphaga	64
13.3.1 Staphylinidae (Kurzflügler)	65
13.3.1.1 Pselaphinae (Palpenkäfer)	66
13.3.2 Lucanidae (Hirschkäfer)	67
13.3.3 Geotrupidae (Mistkäfer)	68
13.3.4 Scarabaeidae (Dung-, Rosen-, Maikäfer)	69
13.3.4.1 Aclopinæ	69
13.3.4.2 Aphodiinae (Dungkäfer)	69
13.3.4.3 Scarabaeinae	72
13.3.4.4 Melolonthinae (Maikäfer)	72
13.3.4.5 Rutelinae (Gartenkäfer)	73
13.3.4.6 Cetoniinae (Rosenkäfer)	74
13.3.5 Buprestidae (Prachtkäfer)	75
13.3.5.1 Julodinae	76
13.3.5.2 Buprestinae	77
13.3.5.3 Agrilinae	80
13.3.6 Eucnemidae (Schienenkäfer)	84
13.3.7 Throscidae (Hüpfkäfer)	84
13.3.8 Elateridae (Schnellkäfer)	86
13.3.8.1 Pyrophorinae	87
13.3.8.2 Athoinae	92
13.3.9 Lycidae (Rotdeckenkäfer)	93
13.3.10 Dermestidae (Speck- und Pelzkäfer)	94
13.3.11 Cleridae (Buntkäfer)	96
13.3.12 Coccinellidae (Marienkäfer)	96
13.3.13 Colydiidae (Rindenkäfer)	97
13.3.14 Tenebrionidae (Schwarzkäfer)	98
13.3.15 Cerambycidae (Bockkäfer)	100
13.3.16 Chrysomelidae (Blattkäfer)	102
13.3.16.1 Sagrinae	103
13.3.16.2 Donaciinae (Schilf-, Rohrkäfer)	105
13.3.16.3 Lamprosomatinae	105
13.3.16.4 Chrysomelinae	106
13.3.16.5 Alticinae	107
13.3.16.6 Hispinae (Stachelkäfer)	109
13.3.16.7 Cassidinae (Schildkäfer)	110
13.3.17 Curculionoidea (Rüsselkäferartige)	110
13.3.17.1 Brentidae (Langkäfer)	111
13.3.17.2 Curculionidae (Rüsselkäfer)	115
14 Hymenoptera (Hautflügler)	117
14.1 Apocrita (Aculeata)	118
14.1.1 Chrysidoidea (Goldwespenartige)	118
14.1.2 Apoidea (Bienen oder Blumenwespen)	119
14.1.2.1 cf. Crabronidae („Grabwespen“)	119
14.1.2.2 Megachilidae (Mörtel- und Blattschneiderbienen)	120
14.1.2.3 Apidae (Bienen)	121
14.1.3 Vespoidea (Faltenwespen)	126
14.1.3.1 Pompilidae (Wegwespen) ?	127
14.1.3.2 Formicidae (Ameisen)	128
14.1.3.2.1 Dolichoderinae (Drüsenameisen)	129
14.1.3.2.2 Formicinae (Schuppenameisen)	130
14.1.3.2.3 Myrmicinae (Knotenameisen)	132
14.1.3.2.4 Ponerinae (Stachelameisen)	133
14.1.3.2.5 †Formiciinae	135
14.2 Apocrita („Parasitica“)	143
14.2.1 Ichneumonoidea (Schlupfwespenartige)	143
14.2.2 „Proctotrupoidea“ (Zehrwespen)	146
15 Diptera (Zweiflügler)	148

15.1 „Nematocera“ (Mücken)	148
15.1.1 Tipulidae (Schnaken)	148
15.1.2 Limoniidae (Stelmücken)	149
15.1.3 Chironomidae (Zuckmücken)	152
15.1.3.1 Exuvien	153
15.1.3.2 Chironomiden-Köcher ?	153
15.1.4 Bibionidae (Haarmücken)	153
15.1.5 Mycetophiloidea (Pilz-, Gall- und Trauermücken) ?	155
15.2 Brachycera (Fliegen)	156
15.2.1 Tabanidae (Bremsen)	156
15.2.2 Asilidae (Raubfliegen)	157
15.2.3 Bombyliidae (Wollschweber) ?	159
15.2.4 Empididae (Tanzfliegen)	160
15.2.5 Syrphidae (Schwebfliegen)	161
16 Trichoptera (Köcherfliegen)	164
16.1 Köchertyp I	164
16.1.1 Köchertyp Ia	165
16.2 Köchertyp II	165
16.3 Köchertyp III	165
16.4 Köchertyp IV	165
17 Auswertung der Eckfelder Insekten-Taphozönose	167
17.1 Zusammensetzung und Verteilung der Insekten-Taphozönose	167
17.2 Paläoökologische Betrachtungen	169
17.3 Taphonomische Betrachtungen	172
17.4 Beziehungen der Eckfelder Insekten zu anderen eozänen Fundstellen –	
Ausgewählte Beispiele	181
17.5 Beziehungen der Eckfelder Insekten zu rezenten Faunen	183
17.6 Möglicher Einfluss des Klimas auf die Entwicklung der Insekten im Tertiär	184
17.6.1 Evolutive Entwicklung der Insekten im Tertiär	186
17.6.2 Biogeographische Entwicklung der Insekten im Tertiär –	
Beispiele aus dem Eckfelder Maar	187
18 Literatur	189
Anhang A: Übersicht der einzelnen Buprestiden-“Gruppen“	216
Anhang B: Übersicht der einzelnen Elateriden-“Gruppen“	218
Anhang C: Übersicht der einzelnen Chrysomeliden-“Gruppen“	222
Anhang D: Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“	225
Anhang E: Insekten-Faunenliste „Eckfelder Maar“	232
Index	237

Phototafeln 1-18

1 Einleitung

Die Paläoentomologie hat in den letzten Jahren einen erfreulichen Aufschwung erlebt. Angeregt durch eine Vielzahl von neu entdeckten Vorkommen fossiler Insekten und eine mittlerweile fast unübersehbare Fülle herausragend erhaltener Funde, hat sich eine international sehr gut kooperierende und ständig wachsende Gemeinschaft von Wissenschaftlern entwickelt, die sich die Erforschung u.a. der Systematik, Phylogenie, Evolution, Taphonomie und Paläobiologie fossiler Insekten zur Aufgabe gesetzt hat. Zugleich konnten mit Unterstützung durch die DFG bereits mehrere Projekte zu paläogenen Insektenvorkommen erfolgreich durchgeführt werden (Paleozän/Eozän der **Fur-** und **Ølst-Formation** von Dänemark: RUST 1990, 1998, 1999; RUST & ANDERSEN 1999; Eozän von **Messel**: z.B. LUTZ 1986, 1990; TRÖSTER 1991, 1994a; HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN 1994; WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994; Oligozän von **Enspel**: WEDMANN 2000). Diese Untersuchungen haben unter anderem zu gut begründeten Vorstellungen darüber geführt, für welche Fragestellungen alttertiäre Insekten entscheidende Beiträge leisten können.

Deshalb ist ein wesentliches Ziel der vorliegenden Arbeit die Koppelung von gründlichen systematisch-taxonomischen Analysen der Entomofauna des Eckfelder Maares mit paläobiologischen Untersuchungen an individuenreich belegten und/oder besonders gut überlieferten Taxa.

Das **Eckfelder Maar** gehört mit zu den bedeutendsten Fossillagerstätten des Eozän. Inzwischen wurden hier 4617 Insekten aus 12 Ordnungen geborgen. Für eine Rekonstruktion der naturräumlichen Gliederung des ehemaligen Lebensraumes sind Insekten, wie sich bereits vielfach gezeigt hat, unverzichtbar. Sie können speziell das anhand der fossilen Flora gewonnene Bild ergänzen und erweitern. Basierend auf dem phylogenetischen System der rezenten Insekten, das in vielen Fällen recht heterogen ist, sollen die aus Eckfeld vorliegenden Taxa bis auf die niedrigst mögliche systematische Einheit be-

stimmt werden. Den systematisch-taxonomischen und phylogenetischen Analysen werden taphonomische, paläobiologische, -biogeographische und -klimatologische Untersuchungen angeschlossen. Angestrebt ist hierdurch eine umfassende paläoökologische Rekonstruktion der Lebensräume im Einzugsbereich des Eckfelder Maares.

Ergänzend hierzu bieten die Ablagerungen des Eckfelder Maares auch die einmalige Gelegenheit für detaillierte Vergleiche mit den ebenfalls eozänen und vergleichsweise gut bekannten Faunen von Messel und des Geiseltals, in Einzelfällen sogar bis auf das Niveau von Arten.

Besonders wichtig ist hierbei, dass Eckfeld und Messel zwar hinsichtlich der Genese (PIRRUNG 1992), Fazies, Fossilführung und -erhaltung weitestgehende Übereinstimmungen zeigen (NEUFFER et al. 1996; SCHAAL & ZIEGLER 1988), Eckfeld jedoch ca. 4-5 Ma jünger ist als Messel (MERTZ et al. 2000). Demgegenüber umspannt das Geiseltal zwar das gesamte Mittel-Eozän, doch unterscheidet sich dieser Fundkomplex von Eckfeld und Messel bezüglich der Bildungs- und Ablagerungsbedingungen und somit auch hinsichtlich der Biostratonomie und Diagenese (z.B. KRUMBIEGEL et al. 1983).

Dabei hat sich gezeigt, dass der Analyse der abgelaufenen taphonomischen Prozesse in Maarseen insofern eine Schlüsselrolle zukommt (LUTZ 1998a, 2000), als sich inzwischen herausgestellt hat, dass es sich bei einigen klassischen Insektenfundstellen des limnischen Bereichs ebenfalls um Maare handelt oder deren Genese zumindest in engem Zusammenhang mit Vulkanismus steht (HARMS 2002; LUTZ 1997; PIRRUNG 1992). Als Beispiele seien hier Messel, Enspel, Rott, Öhningen und Randeck genannt.

Die Untersuchungen sind deshalb, neben ihrer Bedeutung für die Erforschung der Fossillagerstätte Eckfelder Maar, von besonderem Interesse, da sie zudem unsere Kenntnis über terrestrische Biozöosen und ihre Grundlagen zur Zeit des eozänen Klimaoptimums erweitern.

2 Die Fossilagerstätte Eckfelder Maar

2.1 Regionalgeologische Einbindung

Das Rheinische Schiefergebirge ist Teil der rhenohertzynischen Zone Europas, die stark durch geotektonische Vorgänge im Ober-Karbon geprägt wurde. Das Schiefer-“Gebirge“ bildet das größte zusammenhängende Gebiet von paläozoischen Sedimentgesteinen in Deutschland. Sein westliches Nachbargebiet bilden die Ardennen. Innerhalb des Rheinischen Schiefergebirges formt das Gebiet der Eifel den westlichsten Teil. Ihre geologische Geschichte reicht über 400 Ma zurück. Die bisherigen Kenntnisse über die Geologie der Eifel lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Die ältesten Gesteine treten heute im Bereich des Hohen Venn zu Tage. Sie haben ein **kambrisches** bis **ordovizisches** Alter und stellen Ablagerungen eines eher flachen Meeresraumes dar (MEYER 1986).
2. Die Hauptentwicklung der Eifel fand im **Devon** und **Karbon** statt und sie ist vor allem aus Schichtfolgen des Unter- und Mittel-Devons aufgebaut. Ablagerungen aus dem Ober-Devon und dem Karbon sind nur noch in kleinräumigen Relikten überliefert, da sie größtenteils während der variszischen Orogenese erodiert wurden.
3. Das **Unter-Devon** besteht größtenteils aus Sandsteinen, Grauwacken, Quarziten und Schiefern. Sie bilden den vornehmlichen Untergrund der Eifel. Aus dem Mittel-Devon sind vor allem die gut erhaltenen Komplexe riffbildender Organismen erhalten.
4. Während der **variszischen Orogenese** wurden nicht nur großflächige Bereiche erodiert, sondern auch die gesamten devonischen Schichtfolgen von SE nach NW zusammengeschoben und dabei stark gefaltet, so dass sich eine verstärkt N-S verlaufende Senkungszone herausgebildet hat (Eifeler Nord-Süd-Zone). Diese wird im Norden von der Mechnicher Trias-Bucht und im Süden von der Trierer Trias-Bucht, begrenzt (Abb. 1). Auffallend ist hier vor allem, dass die bislang zehn bekannten Kalkmulden (vorwiegend Mittel-Devon) der Eifeler Nord-Süd-Zone, von sattelförmig aufgefalteten Schichten des Unter-Devon (Unter-Ems) voneinander getrennt und umrahmt werden. Genau an einem solchen Scharnierbereich, nämlich dem Nordrand des Manderscheider Sattels, der zwei große Muldenzonen voneinander trennt, liegt das Eckfelder Maar (MEYER et al. 1994).
5. Während des **Perm** werden dann erstmals seit dem Ober-Karbon wieder Sedimente im Bereich

der zentralen Eifel abgelagert. Speziell die zentralen Senkungsfurchen der Eifeler Nord-Süd-Zone nehmen vorwiegend grobkörnige Sedimente auf (z.B. Wittlicher Senke).

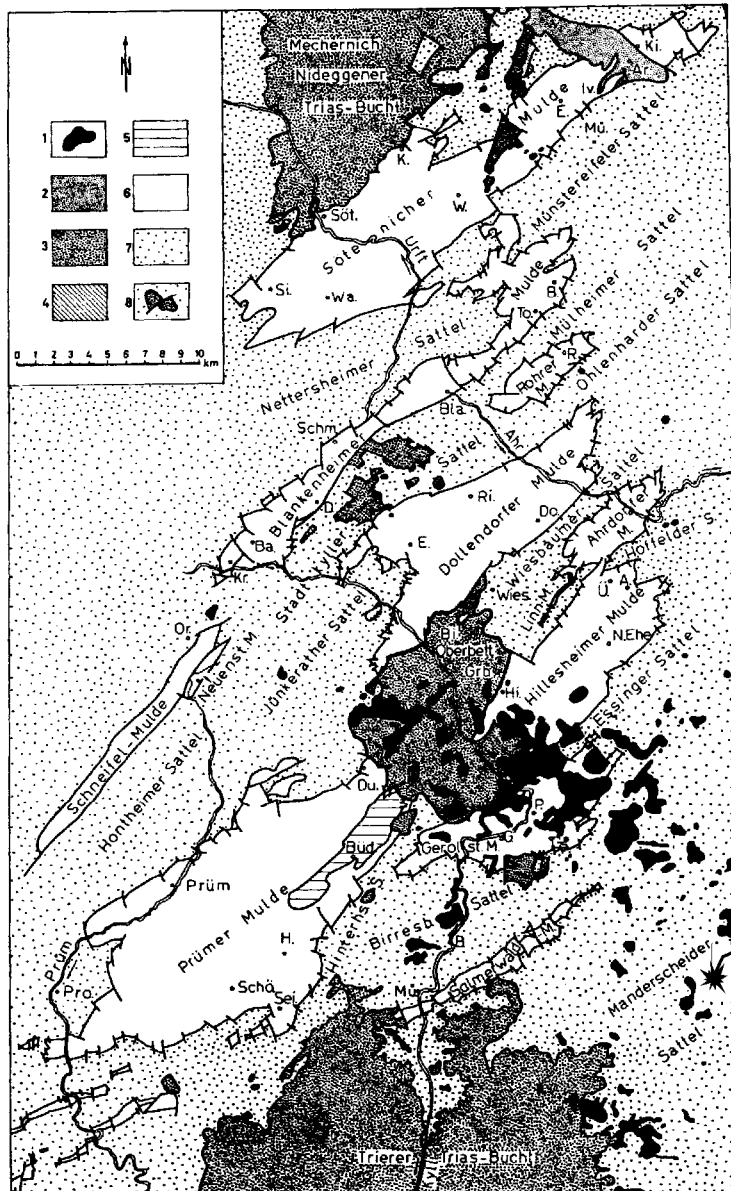
6. Ein ähnliches Bild zeigt sich auch während der **Trias**, wo unter ariden Bedingungen vor allem Konglomerate, Sandsteine und Tonsteine zur Ablagerung gelangen. Gegen Ende der Trias kommen im Bereich der Vulkaneifel keine Sedimente mehr zur Ablagerung.
7. Erst im **Tertiär** und **Quartär** belegen vor allem pyroklastische Ablagerungen eine erneute geologische Aktivität in diesem Raum. Hierfür werden hauptsächlich die während der variszischen Orogenese NW-SE angelegten Strukturen wieder reaktiviert. Heute lassen sich in der Eifel drei Vulkangebiete unterscheiden. Es handelt sich hierbei um die zwei Gebiete der West- und Osteifel, die im Quartär entstanden sind, sowie die Vulkane der Hohen Eifel, die bis ins Tertiär zurückreichen. Der letzte Ausbruch im Bereich der Vulkaneifel ereignete sich vor ca. 10000 Jahren am Ulmener Maar (MEYER 1986).
8. Das heutige Relief der Eifel ist geprägt von tief eingeschnittenen Eng- und Kerbtälern. Im Gegensatz zum kretazischen und tertiären Relief ist das heutige in erster Linie die Folge geologisch “junger“ tektonischer Hebung im **Quartär**, die in den letzten 800000 Jahren besonders stark gewesen zu sein scheint (MEYER & STETS 1998).

2.2 Geologischer Bau

Das ca. 2 km nordwestlich von Eckfeld bei Manderscheid, am Südwestrand des Tertiären Hocheifel-Vulkanfeldes (THV) gelegene Eckfelder Maar (PIRRUNG & BÜCHEL 1994), ist das bislang älteste bekannte Eifel-Maar (Abb. 2). Insgesamt gehören dem THV ca. 400 Vulkanbauten an, die heute aber schon größtenteils erodiert sind. Radiometrische Datierungen belegen für diesen Raum eine vulkanische Aktivität vom Mittel-Eozän bis ins Unter-Miozän, also über rund 20 Ma.

Das Maar liegt heute am Unterlauf des Pellenbachtales und ist durch eine intensive pleistozäne Tiefenerosion teilweise schon erodiert. Das Eckfelder Maar wird allseitig von unterdevonischen Siliziklita des Manderscheider Sattels umgeben.

Eine 1980 im Zentrum (NEGENDANK et al. 1982) abgeteufte Bohrung und sieben weitere Kernbohrungen sowie umfangreiche geophysikalische Untersuchungen (PIRRUNG 1992, 1993; FISCHER 1999) haben zweifelsfrei nachgewiesen, dass die limni-



ungefähre
Lage des
Eckfelder Maares

Abb. 1: Geologische Übersichtskarte der Eifeler Kalkmuzzlen-Zone. 1. junge vulkanische Gesteine (Pleistozän - Tertiär); 2. junges Deckgebirge (Pleistozän, Tertiär); 3. altes Deckgebirge (Trias, überwiegend Buntsandstein); 4. ?Perm; 5. Ober-Devon; 6. Muldengebiete (Givet, Eifel, Ober-Ems); 7. Sattelgebiete (Unter-Ems, Siegen); 8. Verwerfungen (umgezeichnet nach JUNGHEIM 1996: 37).

schen Sedimente im Krater eines Maares zur Ablagerung kamen. Der Krater hatte vermutlich einen Durchmesser von 800 - 1050 m bei einer Tiefe von 160 - 210 m. Die anfängliche Wassertiefe des Sees betrug minimal 110 m und könnte bis 150 m betragen haben (PIRRUNG et al. 2001). Die Ausdehnung der Beckenfazies hat im heutigen Erosionsniveau ca. einen Durchmesser von 500 m (PIRRUNG & BÜCHEL 1994).

Bei der zentralen **Beckenfazies** handelt es sich um eine überaus fossilreichen Wechselfolge von bituminösen, sideritführenden Laminiten ("Ölschiefer") und Turbiditen wechselnder Mächtigkeit und Aus-

prägung (LUTZ 1993e; MINGRAM 1994, 1998) (Abb. 3).

Diese Beckenfazies ist allseitig von einer grobklastischen **Randfazies** aus Maar tephra umgeben (PIRRUNG 1992; PIRUNG et al. 2001; FISCHER 1999), die sich deutlich von den unverwitterten unterdevonischen Siliziklastika des Manderscheider Sattels absetzen und sich mit der Beckenfazies verzahnen. Überlagert wird die Beckenfazies und teilweise auch die Randfazies von **Deckschichten**, die als sogenannte "helle Pelite" (*sensu* PIRUNG 1992) bezeichnet werden. Dabei handelt es sich um ein Verwitterungsprodukt der bituminösen Laminite,

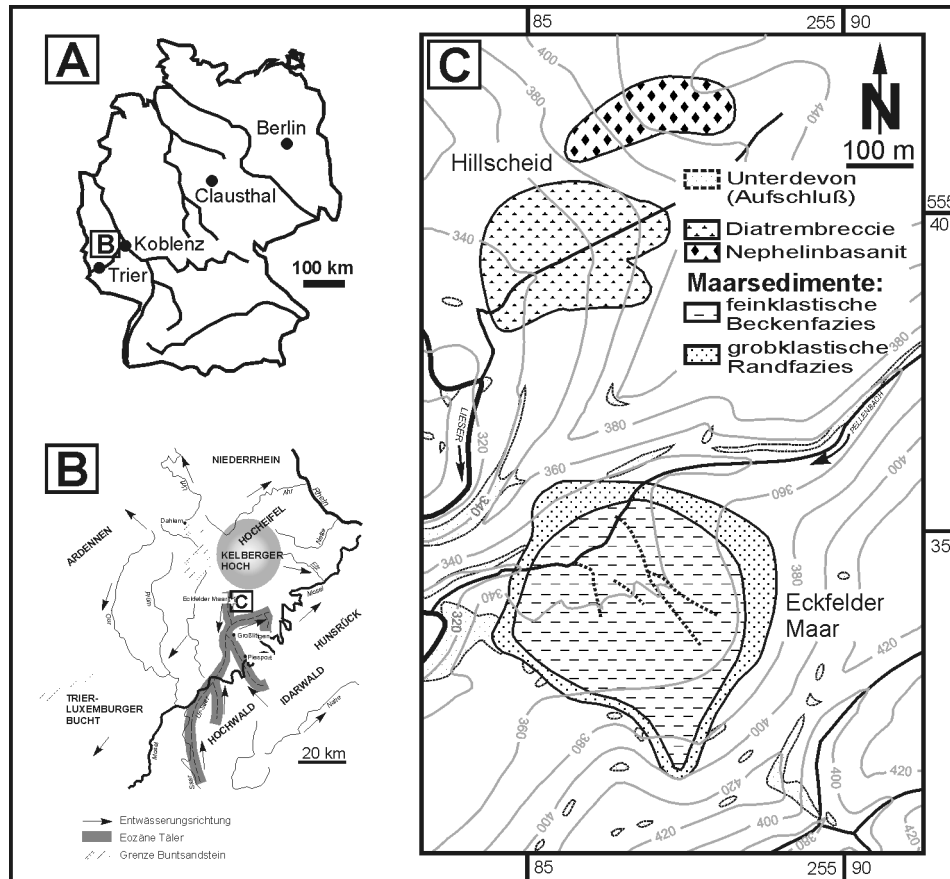


Abb. 2: Geographische Lage und vereinfachte geologische Karte des Eckfelder Maares (umgezeichnet nach PIRRUNG 1998; LÖHNERTZ 1994).

die den Hauptanteil der Beckenfazies stellen.

Abschließend wird alles von einer mehrere Meter mächtigen periglazialen Verwitterungsdecke aus **Solifluktionsschutt** bedeckt.

2.3 Paläoökologische Charakteristika des ehemaligen Kratersees

Nach der Auswertung von Pollen und Sporen (NICKEL 1994, 1996) sowie pflanzlichen Makroresten war der Eckfelder Maar-See von einer warm-humid geprägten Waldvegetation umgeben (z.B. NICKEL 1996, WILDE & FRANKENHÄUSER 1998). Andere Bioindikatoren, wie z.B. Krokodile (WINDOLF 1994), Schildkröten (GRÖNING & BRAUCKMANN 1996) belegen ebenfalls eine deutlich erhöhte Jahresdurchschnittstemperatur. Die Klimaverhältnisse zur Zeit der Ablagerung der Sedimente sind somit als paratropisch-humid (*sensu* WOLFE 1972) (Jahresmitteltemperatur $>20^{\circ}\text{C}$) zu charakterisieren. Die für das Gebiet von Eckfeld im Eozän anzunehmende Lage von ca. 42° – 44° nördlicher Breite (MINGRAM 1998) zeigt, dass das Klima ausgeprägt saisonal gewesen sein muss (unterschiedlich starke Inso-

lation, möglicherweise mit Wechseln von Regen- und Trockenzeiten).

Daher ist anzunehmen, dass der ehemalige Wasserkörper des Eckfelder Maars meromiktisch gewesen ist (LUTZ 1993d, 2000; WILDE et al. 1993, "euxinisch": MICKLICH & WUTTKE 1988). Ferner zeichnete sich der See anfangs durch subaquatisch steile und, wie die zahlreichen Turbidite belegen, instabile Böschungen aus. Damit stand einer submersen Flora und den benthisch lebenden Invertebraten als potentieller Lebensraum nur ein schmaler Bereich oberhalb der Chemokline zur Verfügung (GRUBER & SCHÄFER 2000; NICKEL 1994, LUTZ 1993d, 1998, LUTZ et al. 1998).

2.4 Alter der Ablagerungen

Das im vorletzten Jahrhundert als pflanzenführendes Braunkohlen- und Ton-Vorkommen angesehene Eckfelder Maar (WEBER 1853), wurde schon früh, wenn auch nur kurzzeitig, wirtschaftlich genutzt. Jedoch war man sich bei einem möglichen tertiärzeitlichen Alter nicht ganz sicher. Eine gewisse Klarheit schafften erst die Arbeiten von PFLUG

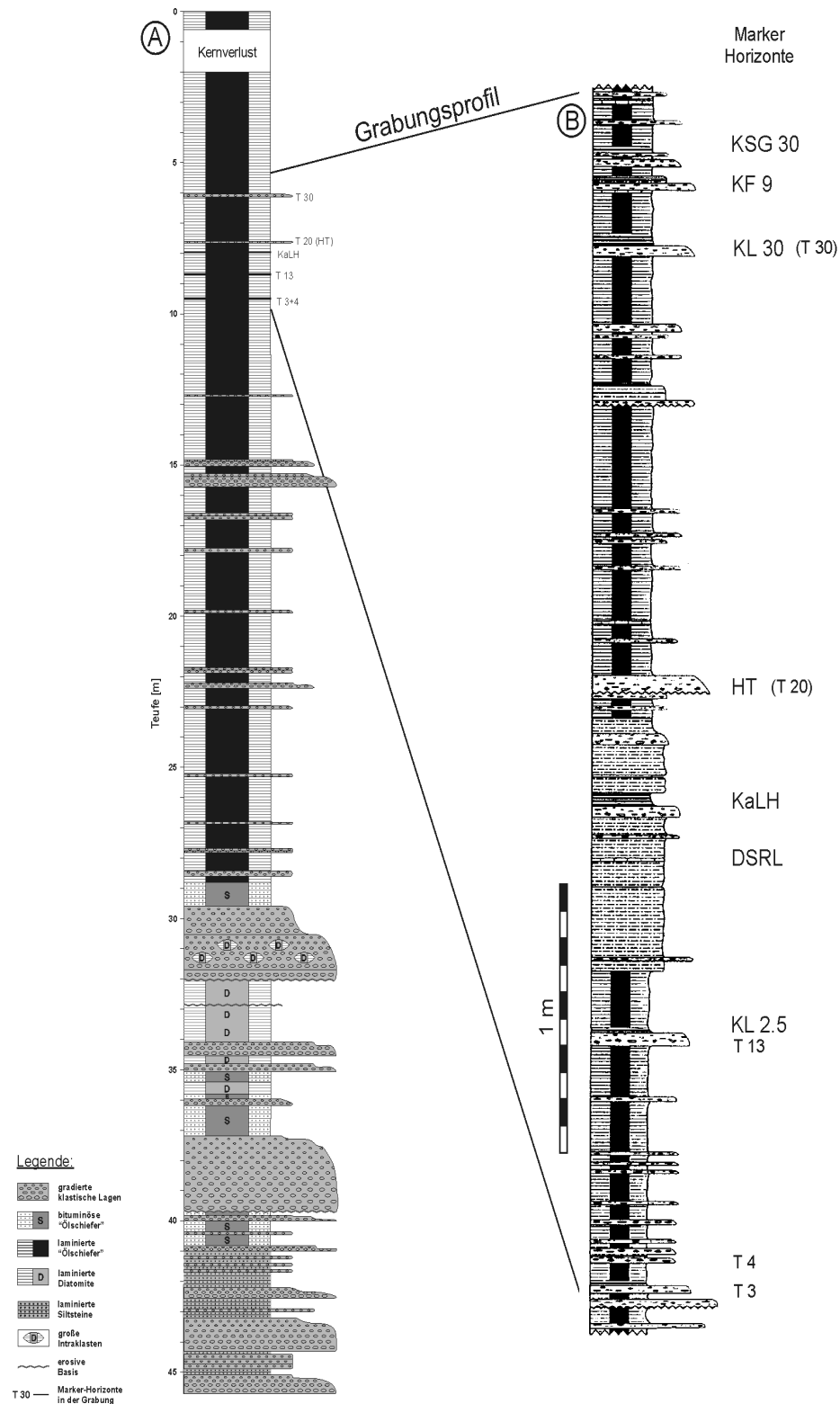


Abb. 3: Bohrungs- und Grabungsprofil aus dem Eckfelder Maar. A: Aus mehreren Bohrungen zusammengesetztes Gesamtprofil (verändert nach MINGRAM, unveröffentlicht); B: Lithologischer Detail-Ausschnitt des derzeitigen Grabungsprofils in den lakustrinen Sedimenten des Eckfelder Maares (verändert nach MINGRAM 1998).

(1959) und BRELIE et. al. (1969), die für das Eckfelder "Ölschiefer"-Vorkommen aufgrund von pollen- und sporenanalytischen Untersuchungen ein Ober- bis Mittel-Eozänes Alter postulierten.

Eine endgültige Bestätigung lieferte aber erst die radiometrische Datierung eines Basaltes aus den Pyroklastika der abgeteufte Bohrung von 1996 im Liegenden der See-Sedimente, der ein Alter von

44,3 ± 0,4 Ma ergab (MERTZ et al. 2000). Dieser Wert stimmt mit dem biostratigraphisch abgeschätzten Alter von 44 - 45 Ma (FRANZEN 1993: MP 13, Geiseltalium, Mittel-Eozän) überein.

Augrund der geschätzten Sedimentationsrate der bituminösen Tonsteine ("Ölschiefer") von **0,4 mm/a**, dürfte der Maarsee nach ca. **100000** Jahren nahezu vollständig verlandet gewesen sein (PIRRUNG et al. 2001). Demnach umfasst das ca. 3,5 m mächtige Grabungsprofil (Abb. 3), einen Zeitraum von nahezu **8000** Jahren (MINGRAM 1998).

2.5 Bisheriger Bearbeitung der Insekten des Eckfelder Maares

Obwohl das Vorkommen des Eckfelder Maares bereits seit Mitte des 19. Jahrhunderts bekannt ist, begann die erste systematische Bearbeitung erst ca. Mitte des 20. Jahrhunderts. Diese Untersuchungen beschränkten sich vornehmlich auf pollen- und sporenanalytische Auswertungen (PFLUG 1959; BRELIE et. al. 1969). Erst seit dem das Naturhistorische

Museum Mainz und die Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz (LfN) seit 1987 regelmäßig Grabungen in den Ablagerungen der Beckenfazies des zentralen Beckenbereichs durchführen, hat sich das Augenmerk, neben zahlreichen Funden von Blättern, Blüten, Samen, Schnecken, Muscheln, Fischen und terrestrischen Tetrapoden, auch auf die Insekten gerichtet.

Einen ersten allgemeinen systematischen Überblick über die Insekten-Taphozönose lieferte LUTZ (1988). Eine etwas erweiterte Zusammenstellung über die Insekten-Fauna des Eckfelder Maares findet sich bei NEUFFER et al. (1996).

Genauere systematische Analysen liegen bislang nur für einige Arten der **Coleoptera** (TRÖSTER 1992a, 1993b), **Hymenoptera** (LUTZ 1993a; WAPPLER & ENGEL 2002; WAPPLER & ENGEL (im Druck), **Diptera** (WAPPLER 2002) und **Heteroptera** (WAPPLER & ANDERSEN submitt.) vor.

3 Material und Methoden

3.1 Material

Das Material für die vorliegenden Untersuchungen stammt aus der Landessammlung für Naturkunde/ Naturhistorisches Museum Mainz. Der derzeitige Sammlungsbestand der Insekten des Eckfelder Maares umfasst 4617 Exemplare aus insgesamt 12 Insekten-Ordnungen. Dabei wurde das gesamte Material, vom Beginn der systematischen Grabungen 1987, bis einschließlich der Grabungssaison 2001, berücksichtigt. Aus der Grabungssaison 2002 liegen nach erster Durchsicht 156 Exemplare vor, von denen 5 Funde mit in die systematische Bearbeitung aufgenommen wurden.

Die geborgenen Fossilien werden in glyceringefüllten Plastikboxen aufbewahrt, um eine Austrocknung und Oxidation des bituminösen "Ölschiefers" zu verhindern. Jedoch sind einige Fossilien, die schon seit mehreren Jahren im Glycerin aufbewahrt worden sind, bereichsweise mit Eisenhydroxid überzogen, so dass ihre Untersuchung nicht ohne eine weitere chemische Behandlung (Methode: siehe LUTZ 1990: 9) möglich gewesen ist. Ansonsten ist der Erhaltungs- und Präparationszustand der Insekten gut. Der überwiegende Anteil der Insekten, besonders aber Angehörige der Coleoptera, sind kaum disartikuliert und oft nur gering kompaktiert.

3.2 Methoden

3.2.1 Dokumentation

Ein wesentliches Anliegen der Arbeit ist es, angemessene Beschreibungen wie auch aussagekräftige Abbildungen und Phototafeln der bearbeiteten Insekten-Fauna zu liefern. Die Messungen an den Fossilien wurden mit einem Messokular an einem Stereomikroskop (EUROMEX™ ZHT) der Firma EUROMEX™ durchgeführt. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenprismas im ständigen Vergleich mit dem Original angefertigt. Die photographische Dokumentation erfolgte über das photographische Zubehör des Mikroskops und mit Hilfe einer CANON D60™ Spiegelreflex-Digitalkamera.

Für das Material wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit eine computergestützte Datenbank, mit Angaben zur Systematik und Morphologie, erstellt. Diese bildet auch die wesentliche Grundlage, neben den im Gelände gemachten Beobachtungen, für die taphonomische Auswertung der Eckfelder Insekten-Fauna. Bei der Erstellung der Datenbank war dabei darauf zu achten, dass durch geschickte Klassifikationskriterien und Maskenerstellung auch künftige Funde durch Museumsmitarbeiter (u.a. Präparatoren, Zivildienstleistende) ohne Probleme auch mit

geringen Vorkenntnissen, eingetragen werden können. Dadurch ist sichergestellt, dass die Nutzung der Datenbank auch durch spätere Bearbeiter möglich ist.

3.2.2 Phylogenetische Methoden

In der vorliegenden Arbeit wird von der Voraussetzung ausgegangen, dass Arten im Sinne des Biospezies-Konzeptes **keine** Erfindungen des menschlichen Geistes sind, sondern real-objektive Einheiten der Natur darstellen (vgl. AX 1984; GEORGE 1956; HENNIG 1950, 1981; WILLMANN 1985). Damit müssen Fossilien als Überreste erloschener Arten begriffen werden und haben daher zu ihren Lebzeiten ebenso "quasi-statische", zweidimensionale "terminal species" innerhalb ihrer Zeitebene dargestellt, wie dies für rezente Arten in der Gegenwart gilt. Es gibt somit keinerlei Notwendigkeit, eine prinzipiell unterschiedliche Behandlung von rezenten und fossilen bzw. zoologischen und paläontologischen Arten zu fordern (u.a. WILLMANN 1985: 11-17).

Fossile Arten werden auf Basis ihres morphologischen Inventars erkannt. Rezente Arten hingegen können auch über das Kriterium einer gemeinsamen Fortpflanzungsgemeinschaft im Sinne des Biospezies-Konzeptes unterschieden werden. Das taxonomische Verfahren, welches für die Rekonstruktion des Umfanges einer biologischen Art angewandt wird, ist aber für Biologen und Paläontologen prinzipiell dasselbe (WILLMANN 1987: 10) und sollte modernen Gesichtspunkten der **phylogenetischen Systematik** folgen (HENNIG 1950). Dabei sind aber der Ermittlung systematischer Beziehungen von Fossilien enge Grenzen gesetzt. Zum einen sind die Verwandtschaftsverhältnisse der vergleichbaren rezenten Angehörigen in vielen Fällen noch unklar, zum anderen ist bei Fossilien oft nur ein stark eingeschränktes, morphologisches Merkmalsinventar erhalten, so dass phylogenetische Beziehungen zu rezenten Angehörigen in vielen Fällen nicht exakt bestimmt werden können. Um der Unsicherheit bei der Bestimmung Rechnung zu tragen, wurden die meisten Insekten in "offener Nomenklatur" (*sensu* BENGTON 1988) geführt.

3.2.3 Paläoökologische Rekonstruktion

Fossile Insekten haben eine große Bedeutung für paläoökologische, paläoklimatologische und paläobiologische Rekonstruktionen ehemaliger terrestrischer Lebensräume, wie Untersuchungen verschiedener tertiärzeitlicher Insekten-Taphozöosen gezeigt haben (u.a. HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN 1994; LUTZ 1984b, 1990, 1996, 1998b; PETRULE-

VICIUS 2001; RUST 1999; WEDMANN & HÖRNSCHE-MEYER 1994; WEDMANN 2000; WILSON 1982).

Zuverlässige Aussagen auf diesem Gebiet sind aber nur über einen sorgfältigen Vergleich mit den nächstverwandten rezenten Taxa möglich, was, wie oben bereits erwähnt, zu Schwierigkeiten führen kann. Um auftretende Fehler so gut wie möglich zu minimieren, wird die Methode des **“taxonomischen Aktualismus“** angewandt. Dabei wird davon ausgegangen, dass sich die ökologischen Ansprüche eines fossilen Taxon in der Regel nicht wesentlich von denen des nächstverwandten rezenten Taxon unterscheiden (DODD & STANTON 1990). Natürlich ist diese Vorgehensweise mit Unsicherheit behaftet, weil zum einen die ökologischen Ansprüche und Toleranzbereiche vieler rezenter Taxa nur ungenügend bekannt sind, und weil zum anderen die phylo-

genetischen Beziehungen nicht genau ermittelt werden können (s.o.). Außerdem ist es auch durchaus möglich, dass sich die ökologischen Ansprüche der rezenten Vergleichstaxa evolutiv verändert haben (BENNETT 1997).

Ein Vergleich vieler Taxa mit ihren nächsten rezenten Angehörigen, bestätigt für das mittlere Mittel-Eozän paratropisch-humide Klimaverhältnisse, mit einer Jahresmitteltemperatur, die deutlich über 20°C gelegen hat. Auch andere faunistische und floristische Beziehungen bestätigen diese Ergebnisse, so dass viele nächstverwandte rezente Taxa in der Orientalis, Australis oder aber der Neotropis zu suchen sind. Taxa mit einer paläarktischen Verbreitung treten in den Eckfelder Ablagerungen zahlenmäßig stark zurück.

4 Liste der benutzten Abkürzungen

• Kopf

Ant = Antennen
 AntB = Antennenbasis
 ar = Arista
 Au = Augen
 Cap = Caput
 Car = Carina
 Cly = Clypeus
 Clypn = Clypeusnaht
 Fu = Funiculus
 Gu = Gulae
 inc = Incisor
 Lb = Labium
 Lm = Labrum
 Md = Mandibeln
 mol = Molar
 MtRo = Metarostrum
 Mwz = Mundwerkzeuge
 Oc = Ocellen
 Pb = Proboscis
 Pcl = Postclypeus
 PRO = Prorostrum
 Pthk = Prothorakalhörner
 Ro = Rostrum
 Sca = Scapus
 Tst = Taster

• Thorax

Altr = Alitrunk
 Ep = Epipleure
 F = Fortsatz
 G = Grube
 Hy = Hypomeron
 Mescu = Mesoscutum
 Mesn = Mesonotum
 Mespl = Mesopleuron
 Metpl = Metapleuron
 Mnm = Metanotum
 MsEps = Mesepisternum
 MsSt = Mesosternum
 MtEpm = Mesepimeron
 MtEps = Metepisternum
 MtSt = Metasternum
 Peps = Proepisternum
 Pn = Pronotum
 Presct = Präscutum
 Propd = Propodeum
 Prpl = Propleuron
 PrpÖf = Propodeum-Öffnung

Pscu = Präscutum
 PSt = Prosternum
 PStF = Prosternalfortsatz
 Scu = Scutellum
 TGMt = Tarsalgrube des Metasternum
 Tho = Thorax
 TN = Transversalnaht des Metasternum

• Beine

B = Beine
 Fe = Femur
 FeZ = Femurzahl
 Hb = Hinterbein
 MsCx = Mesocoxae
 MtCx = Metacoxae
 PCx = Procoxae
 ras = Rastellum
 Ta = Tarsus
 Ti = Tibia
 Tisp = Tibiasporn
 Vb = Vorderbein

• Flügel

A = Analis
 arc = Arculus
 ax = Antenodalqueradern
 C = Costa
 Cor = Corium
 Cu = Cubitus
 cu-a = Querader zwischen Cubitus und Analis
 CuA = Cubitus anterior
 CuP = Cubitus posterior
 dc = Diskoidalzelle
 El = Elytren
 EIF = Elytrenfurchen
 EIFl = Elytrenflecken
 Fl = Flügel
 FLD = Flügedecken
 Fls = Flügelschuppe
 HFL = Hinterflügel
 h = Humeralquerader
 hlt = Haltere
 hu = Humeralnaht (Humeralis)
 IR = Interkalarader
 M = Media
 MA = Media anterior
 m-cu = Querader zwischen Media und Cubitus
 Mem = Membran
 Mf = M bei den Formicidae (*sensu* BROWN & NUTTING 1950)
 MP = Media posterior

Mspl = Media supplement
 n = Nodus
 Pcu = Postcubitus
 Pt = Pterostigma
 q = Quadrilateralzelle
 2r = begrenzende Querader der Sm (Radialis)
 R = Radius
 RA = Radius anterior
 Rc = Radialzelle
 r-m = Querader zwischen Radius und Media
 RP = Radius posterior
 Rs = Radiussektor
 Rsf = Rs bei den Formicidae (*sensu* BROWN & NUTTING 1950)
 rs-m = Querader zw. Radiussektor und Media
 Rspl = Radius supplement
 sbn = Subnodus
 Sc = Subcosta
 Sm = Submarginalzelle
 StD = Steigdornen
 1M = Marginalzelle
 2Cu = Cubitalzelle
 VFL = Vorderflügel

• Abdomen

Abd = Abdomen

AIII = 3. Abdominal-Segment
 Cer = Cerci
 Cn = Connexivum
 Ga = Gaster
 PSC = Präsklerit
 PT = Petiolus
 Py = Pygidium
 PrPy = Propygidium
 Sta = Stachel
 Stn = Sternite
 StÖf = Stigmenöffnung
 Tg = Tergite
 TGA = Tarsalgrube des Abdomen

• Genitalien

Ca = Cardo
 La = Lancia
 Ov = Ovipositor
 Pen = Penis
 Pr = Proctiger
 Sa = Sagitta
 Sp = Spatha
 Spl = Subgenitalplatte
 Sq = Squamula
 Sti = Stipes
 Vo = Volsella

Systematischer Teil

5 Odonata (Libellen)

Libellen sind im Material von Eckfeld mit insgesamt sieben Funden vertreten, von denen zwei nur unter Vorbehalt den Odonata zugeordnet werden können, da sie sehr schlecht erhalten sind. Es handelt sich ausschließlich um Funde isolierter Flügel. Die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der höheren Libellentaxa sind bislang nicht eindeutig geklärt (BECHLY 1996), obwohl es in den letzten Jahren mehrere Versuche gab (z.B. BECHLY 1999; CARLE 1995; CARLE & WIGHTON 1990; LOHMANN 1996; TRUEMAN 1996). Teilweise mit stark unterschiedlichen methodischen Ansätzen und dementsprechend auch unterschiedlichen Ergebnissen.

Die Fossilfunde von Libellen reichen weit bis ins Ober-Karbon zurück (BRAUCKMANN 1988; BRAUCKMANN & ZESSIN 1989; BECHLY et al. 2001). Mit ca. 5600 Arten (fossil und rezent) stellen sie eine recht diverse Gruppe da. Dennoch werden aus tertiären Ablagerungen immer wieder neue übergeordnete Taxa beschrieben (u.a. PETRULEVICIUS et al. 1999). Solche Funde liefern wichtige Details zur Evolution und geographischen Verbreitung der entsprechenden Teilgruppen. Dennoch sind Libellen-Funde aus dem Zeitabschnitt Paleozän/Eozän, speziell in lakustrinen Ablagerungen (z.B. Menat, Geiseltal, Messel, Eckfeld) weniger häufiger, als aus Ablagerungen nachfolgender Zeitalter (z.B. Rott, Enspel, Aix-en-Provence). Ein Umstand, der vermutlich auf taphonomische Effekte zurückzuführen ist (NEL & PAICHELER 1994a, b).

Die Terminologie des Flügelgeäders der vorliegenden Beschreibungen folgt im wesentlichen RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984) und BECHLY (1996).

5.1 Zygoptera (Kleinlibellen)

Die Zygoptera werden heute allgemein als monophyletische Gruppe angesehen, da sie sich durch eine Reihe von Synapomorphien von ihren nächsten Verwandten unterscheiden (BECHLY 1996, 1999). Auffälligste Merkmale sind hierbei die gestielten Flügel, die Gleichförmigkeit von Vorder- und Hinterflügel, sowie ein deutlich längerer als breiter Petiolus (BECHLY 1996: 198). Andere abgeleitete Merkmale betreffen vor allem Thorax und Abdomen (BECHLY 1996: 361). Da sich unter dem hier bearbeiteten Material nur drei isolierte Flügel- und Flügelfragmente befinden, sind diese für die Bestimmung hier nicht von Bedeutung.

Euarchistigma? superstes WAPPLER n. sp.

(Zygoptera: Caloptera: Thaumtoneurinae: Euarchistigmatini)

(Abb. 4, Taf. 1, Fig. a, b)

Holotypus: PE_2000/44 a+b, LS, Druck und Gegendruck eines isolierter Flügel.

Maße (in mm): Flügelänge 31,7; Max. Breite nach Nodus 14,23; Breite am Nodus 4,45; Abstand von Flügelbasis zum Arculus 4,18 und von Basis zum Nodus 7,18 (Nodus beginnt nach ca. 23% der Flügelänge); Abstand zwischen Nodus und Pterostigma 20,1; Pterostigma 3,1 lang und 1,35 breit.

Beschreibung des Holotypus: Es handelt sich um einen isolierten, aber komplett erhaltenen Flügel. Die einzigen Adern im Antenodalraum sind Ax1 und Ax2. Der Abstand zwischen beiden beträgt 1,49 mm. Hinter dem Nodus befinden sich 22 Postnodalqueradern. Davon sind die ersten 18 mit den Postsubnodalqueradern verbunden. Das Pterostigma ist deutlich länger als breit und hat die Form eines Parallelogramms. Die Stigmalverstrebung ist deutlich entwickelt. Hinter dem Pterostigma befinden sich noch acht Zwischenadern. Unter dem Pterostigma befinden sich vier Zellen. Der Arculus befindet sich auf Höhe von Ax2. Die Quadrilateralzelle ist nahezu rechteckig. RP und MA entspringen dicht zusammenliegend am Arculus. In der Cubitalzelle befindet sich lediglich die CuP-Querader. Die Adern RA bis IR2 enden alle, dem Verlauf der Costa folgend, im Flügelapex. Alle anderen Adern enden im distalen Bereich des Flügelhinterrandes. Der Analbereich endet mit nur einer Reihe von Zellen ungefähr auf Höhe von Ax1. Die Bereiche zwischen RP3/4-MA, MA-MP sind distal deutlich verbreitert und in mehrere unregelmäßig aneinander grenzende Zellen aufgelöst. CuA verläuft distal unregelmäßig (zickzack-Verlauf). Das auffallendste Merkmal am Flügel ist die schwarz gefärbte Flügelspitze.

Derivatio nominis: Die neue Art ist in Anlehnung an die große Überlieferungslücke der Thaumtoneurinae von der Unter-Kreide bis ins Eozän, nach dem lat. "superstes" = Überlebende, benannt worden.

Vorkommen: Eckfelder Maar, ca. 2 km NW Eckfeld bei Manderscheid, Eifel, Deutschland.

Stratum typicum: Mittel-Eozän (Geiseltalium), MP 13, ca. 39 cm unter Markerhorizont S8.

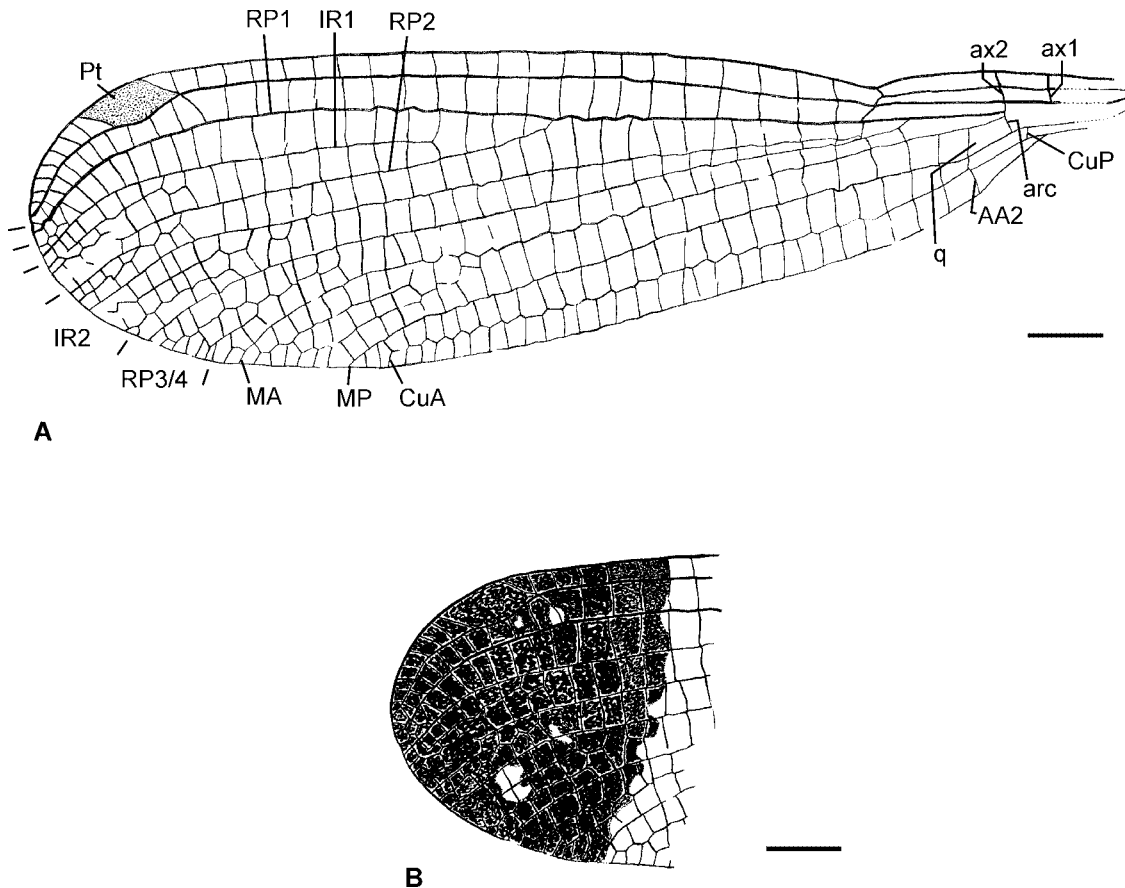


Abb. 4: *Euarchistigma? superstes* WAPPLER n. sp.; Flügel (PE_2000/44 a+b, LS); A: Gesamthabitus; B: Detail des gefärbten Flügelapex; M = 2 mm.

Bemerkungen: Dieser Fund ist von besonderer Bedeutung, da es sich hier um den ersten Nachweis der Thaumtoneurinae (Thaumtoneurini + Euarchistigmatini *sensu* BECHLY 1996) für den paläarktischen Raum handelt. Dass es sich bei dem Neufund um einen Angehörigen der Tribus Euarchistigmatini handelt, wird durch den Gesamthabitus des Flügels und die vier Zellen unter dem Pterostigma belegt. Eine Merkmalsausprägung wie sie bislang nur bei den Euarchistigmatini zu beobachten ist. Der einzig heute lebende Angehörige der Thaumtoneurini (*Thaumtoneura inopinata* MCLACHLAN 1897) ist bislang nur aus den tropischen Wäldern Costa Ricas bekannt (BECHLY 1998). Dort lebt die Art vornehmlich an Wasserfällen und schnell fließenden Gewässern. Die bislang nur fossil bekannten Euarchistigmatini wurden erstmals von CARLE & WIGHTON (1990) aus der Unter-Kreide von Brasilien beschrieben. Seither sind nur vier weitere Funde hinzugekommen (BECHLY 1998). Das Eckfelder Maar-Exemplar wirft im Zusammenhang mit möglichen paläogeographischen Beziehungen und sich daraus ergebenden Hypothesen über Wander- und Ausbreitungswege der Thaumtoneurinae neue Fra-

gen auf (siehe S. 13). Das jetzige Verbreitungsmuster (Abb. 5) lässt freilich den Schluss zu, dass das Fehlen dieser Gruppe in den tropischen Bereichen Eurasiens, speziell des indomalayischen Raumes, Südamerikas, Afrikas und Australiens vermutlich darauf beruht, dass weitere Arten noch unentdeckt sind. Dass jedoch eine größere Verbreitung vorgelegen haben muss, als die heute reliktsch in Costa Rica vorkommende eine Art, beweisen die Vorkommen in Brasilien und der Neufund aus dem Eckfelder Maar.

• Phylogenetische Position des Neufundes

Die phylogenetische Position des Neufundes ist nicht eindeutig zu belegen. Wie bereits oben erwähnt, weisen eine Reihe von Flügelmerkmalen zum Tribus Euarchistigmatini. Dieser beinhaltet nur eine fossile Art aus der Unter-Kreide Brasiliens (siehe Abb. 5). Diese wurde bislang zur neotropischen Familie Pseudostigmatidae gestellt (CARLE & WIGHTON 1990). Doch wie sich jetzt gezeigt hat, beruhte diese Zuordnung nur auf Merkmalen, die sich konvergent in mehreren Gruppen entwickelt haben (BECHLY 1998). Eine

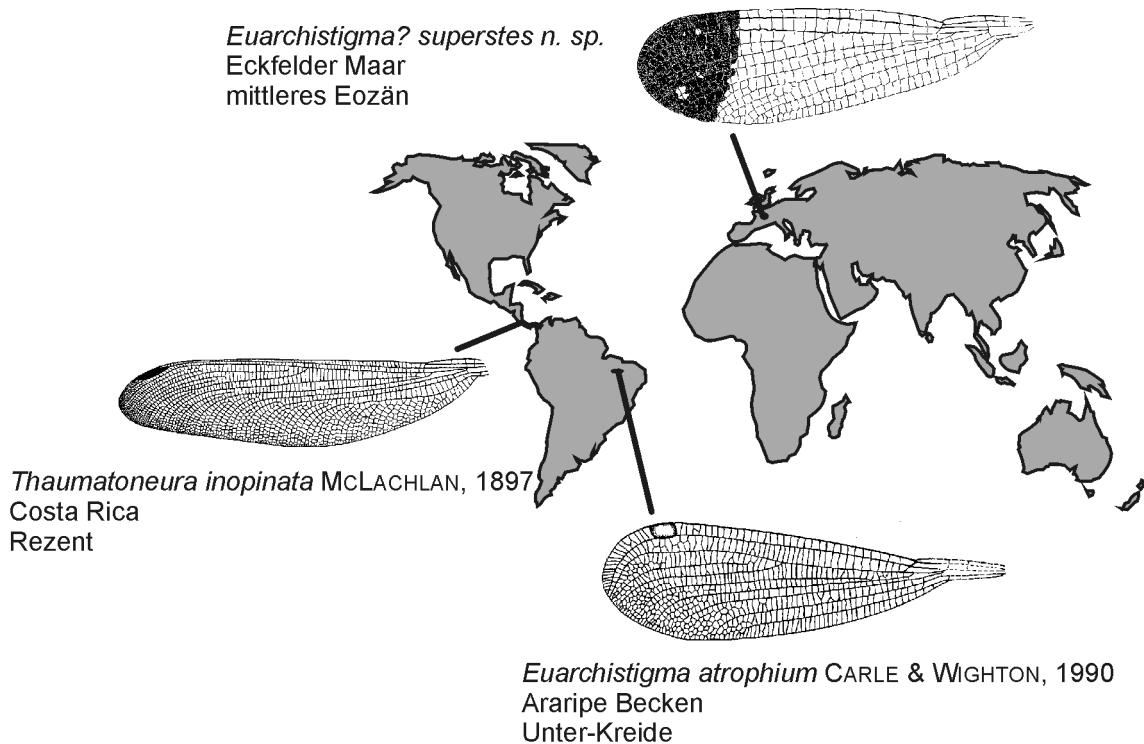


Abb. 5: Verbreitung der fossil und rezent bekannten Arten der Thaumtoneurinae.

Positionierung innerhalb der Thaumtoneuridae ist hingegen eher wahrscheinlich (BECHLY 1996). Durch Neufunde von *Euarchistigma* hat sich aber gezeigt, dass eine mutmaßliche Synapomorphie der Thaumtoneuridae, nämlich die Gabelung von IR2 aus RP3/4, bei den Angehörigen der Euarchistigmatini sehr variabel ausgebildet ist. Im Hinblick auf die phylogenetische Stellung der Euarchistigmatini liefert das Eckfelder Exemplar daher keine eindeutigen Hinweise, so dass *Euarchistigma? superstes* n. sp. innerhalb der Thaumtoneuridae verbleibt, bis weitere Neufunde eine präzisere Aussage ermöglichen. Damit wäre eine mögliche Schwestergruppe die nur reliktsch vorkommende Art *Thaumtoneura inopinata* MCLACHLAN 1897 aus Costa Rica.

• Paläobiogeographie der Thaumtoneurinae

Da *Euarchistigma? superstes* Wappler n. sp. die bislang einzige fossile Art der Thaumtoneurinae außerhalb Süd-Amerikas ist, können mehrere Hypothesen über die biogeographische Verbreitung dieser Gruppe abgeleitet werden. Derartige Überlegungen müssen sich selbstverständlich im Rahmen bestehender plattentektonischer Modell und Rekonstruktionen bewegen. Dennoch bleibt hier viel Platz für Spekulationen, vor allem weil der Fossilbericht sehr lückenhaft ist.

1. "Gondwana"-Hypothese (Abb. 6, Bild A)

Nach dem derzeitigen Kenntnisstand ist ein Entstehungsort, innerhalb des damaligen Großkontinentes Gondwana gelegen, am wahrscheinlichsten. Dies belegt *E. atrophium* aus der Unter-Kreide Brasiliens als bislang stratigraphisch ältester Fund. Von hier aus wären Wanderwege über Nordamerika nach Europa oder über Afrika nach Europa denkbar.

Eine Ausbreitung nach Nordamerika wäre nur in einem Zeitraum von der Ober-Kreide bis ins Paläozän möglich gewesen (BRIGGS 1994; DONNELLY 1985, 1988; ITURRALDE-VINENT & MACPHEE 1999). Danach bestand keine landfeste Verbindung mehr zwischen den Kontinenten. Es muss aber betont werden, dass die Verteilung von Land und Meer in diesem Bereich sehr lückenhaft belegt ist. Dass dann ab dem Paläozän bis womöglich bis ins Oligozän ein Faunenaustausch zwischen Nord-Amerika und Europa und sogar Asien stattgefunden hat, ist durch eine Vielzahl von Wirbeltier- und Pflanzenfunden nachgewiesen worden (MANCHESTER 1999; STRAUCH 1970; WOODBURN & SWISHER 1995). Übergänge können hierbei Landbrücken wie die **Thule-Brücke** (Grönland - Island - Farör-Rücken) oder die **De-Geer-Route** (Kanada-Ellesmere Island - Barents-Schelf - Norwegen) gewesen sein. Dass diese

Landwege keine prägnanten Faunenschranken darstellten, belegen vor allem botanische Funde, die für ein subtropisches Klima im holarktischen Raum während des Paläogen sprechen (MANCHESTER 1999).

Für die zweite geographische Wanderoute über Afrika nach Europa sprechen vor allem eine Reihe von neotropischen Landwirbeltieren, Groß- und Kleinsäugetern etc., die in der Grube Messel gefunden worden sind. Hierzu zählen vor allem Angehörige der sebecosuchoiden Krokodile, der Hornfrösche, der Phorusrhacidae, die Ameisenbären und verschiedene Lacertilia (ROSSMANN 2001; STORCH 1981, 1986; STORCH & SCHAARSCHMIDT 1992). Das Rifting zwischen Süd-Amerika und Afrika setzte vor ca. 135 Millionen Jahren ein und war vermutlich in der Mittleren Kreide vollzogen (PARRISH 1993). Andere Autoren nehmen an, dass im Scharnierbereich zwischen Nord-Brasilien und West-Afrika ein Faunenaustausch über ozeanische Schwellen (Ceará- und Sierra-Leone-Rücken) auch noch bis ins Oligozän möglich gewesen ist (u.a. ITURRALDE-VINENT & MACPHEE 1999; STORCH 1986). Letzter Schritt wäre dann die Passage von Afrika nach Europa über die Tethys. Die Paläogeographie dieses Meeres ist jedoch bisher

nur ungenügend bekannt, doch stellte es sicherlich keine unüberwindbare Faunenschranke da. Denkbar wäre auch eine Wanderung über Vorderasien. Für beide Wege käme ein Zeitraum von der Kreide bis ins Paleozän in Frage, doch bislang sind keine fossilen Thaumatonaurinae zur Stützung dieser Hypothesen bekannt.

Ergänzend muss darauf hingewiesen werden, dass die nordeuropäische Landoberfläche im Paleozän und Eozän von Schelfmeeren und epikontinentalen Seewegen stark zergliedert gewesen ist, so dass Europa eher einem Inselkontinent glich (WINDLEY 1995).

2. "Pangäa"-Hypothese (Abb. 6, Bild B)

Ein weiteres Szenario für den Entstehungsort der Thaumatonaurinae wäre das nördliche West-Afrika. Von hier aus könnten sich frühe Stammgruppenvertreter bereits im Jura (?) nach Süd-Amerika und Europa ohne Schwierigkeiten ausgebreitet haben. Die Folgegenerationen wären dann primär durch das Rifting der Kontinente getrennt worden. Damit wäre das Fehlen der Thaumatonaurinae in allen anderen tiergeographischen Regionen, mit Ausnahme des jetzigen reliktierten Vorkommens in Costa Rica, sekundär. Vielleicht eine Auswirkung

Mio. J.	Erdzeitalter		
2,4	Känozoikum	Quartär	Holozän Pleistozän
67		Tertiär	Jung-Tertiär
			Alt-Tertiär
140	Mesozoikum	Eckfelder Maar	Ober-Kreide
		Kreide	Unter-Kreide
			Jura
Mittel-Jura			
Unter-Jura			
210			

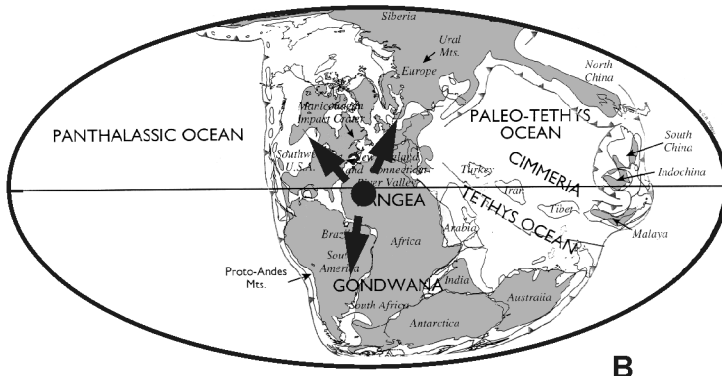
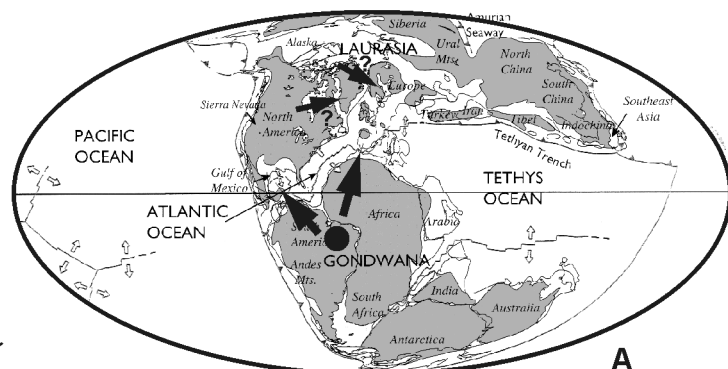


Abb. 6: Mögliche Verbreitungswege der Thaumatonaurinae; A: „Gondwana“-Hypothese; B: „Pangäa“-Hypothese.

signifikanter Klimaänderungen an der Wende Eozän/Oligozän, die sich auch bei den Pflanzen bemerkbar macht (MANCHESTER 1999).

Lestinoidea gen. et sp. indet.

(Zygoptera: Euzygoptera: Lestomorpha: Lestida: Lestodea)

(Abb. 7, Taf. 1, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_2000/45 a+b, LS, Druck und Gegendruck eines isolierten Flügels; PE_2000/545 a+b, LS, stark deformiertes Flügelfragment (?).

Maße (in mm): Flügellänge 18,3; Max. Breite nach Nodus 3,78; Breite am Nodus 2,56; Abstand von Flügelbasis zum Arculus 2,56 und von Basis zum Nodus 2,97 (Nodus beginnt nach ca. 30% der Flügellänge); Abstand zwischen Nodus und Pterostigma 9,58; Pterostigma 1,35 lang und 0,4 breit.

Beschreibung: Der Flügel (PE_2000/45 a+b, LS) ist gestreckt spatelförmig und basal charakteristisch gestielt. Es sind keinerlei Verfärbungen zu erkennen. Der Costalrand ist konvex vorgezogen. Ax1 und Ax2 sind verstärkt und die einzigen Queradern im Antenodakraum. Zehn postnodale Queradern sind zwischen Nodus und Pterostigma erhalten, welche mit den subpostnodalen Queradern verbunden sind. Das Pterostigma ist deutlich gestützt, länger

als breit und nimmt damit ungefähr die Größe von zwei Flügelzellen ein. Vier Queradern sind nach dem Pterostigma vorhanden. Der Arculus setzt ungefähr 0,13 mm nach Ax2 ein und ist ca. 0,54 mm lang. Die Quadrilateralzelle ist distal auffällig spitz zulaufend, wodurch die distale Diskoidalader verlängert und schräggestellt ist. Die Sektoren des Arculus (= RP und MA) liegen dicht beieinander. Die Cubitalzelle beinhaltet nur das Rudiment des CuP. Anal- und Cubitoanalfeld zeigen jeweils nur einer Reihe von Zellen. CuA zeigt distal einen deutlichen zickzack-Verlauf. MP läuft mit einem deutlichen Bogen an die Spitze der Quadrilateralzelle. MA endet kurz vor Beginn des Pterostigmas in den Flügelhinterrand. RP3/4 endet ungefähr auf Höhe des distalen Endes des Pterostigmas. IR2 gabelt sich aus RP 3,1 mm nach dem Subnodus. Auffällig ist der nahezu 90°-Winkel den IR2 dabei im basalen Verlauf bildet. IR2 und RP sind distal deutlich divergent zueinander verlaufend, so dass mindestens zwei Zellreihen vorhanden sind. Der Ursprung von RP2 liegt ca. 3,6 mm nach dem Nodus. Die charakteristische Lestiden-Schrägader ist erhalten. Zwischen RP2 und IR2 ist nur eine Zellreihe ausgebildet. RP1 und RA verlaufen parallel zum Flügelvorderrand und enden im Flügelapex.

Bemerkungen: Die systematische Zuordnung dieser Funde erweist sich als schwierig. Die Ausprägung einer am äußeren Ende zugespitzten Quadrila-

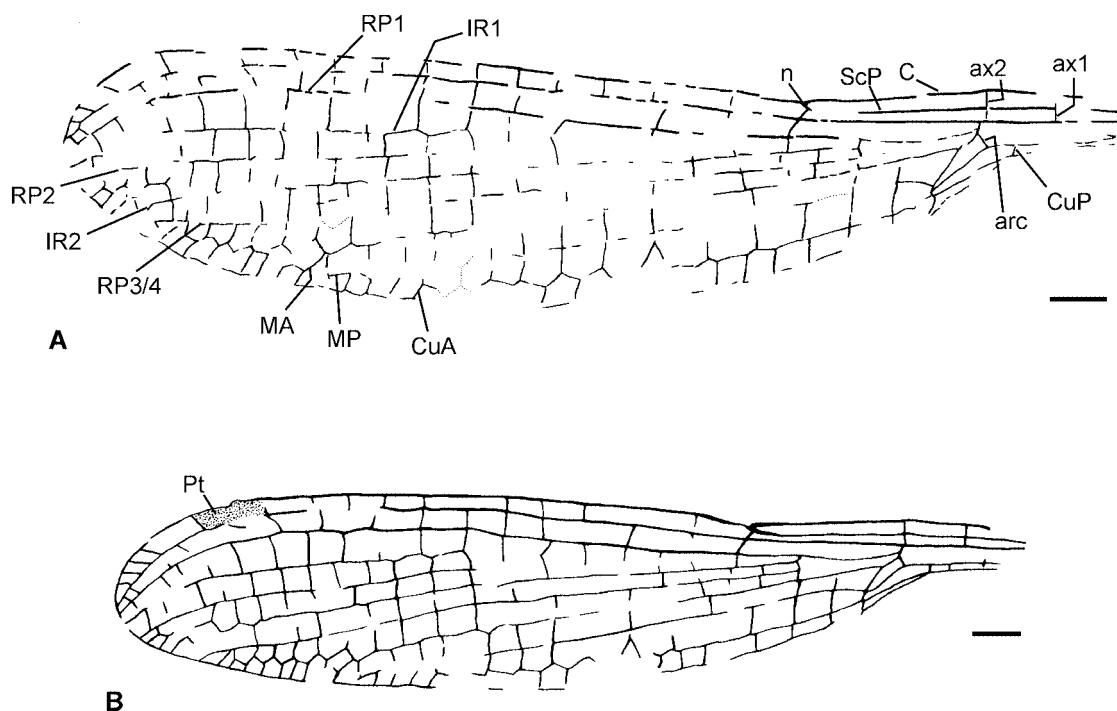


Abb. 7: Lestinoidea gen. et sp. indet.; A: Vorderflügel (PE_2000/45 a+b, LS); B: stark deformierter Vorderflügel (PE_2000/545 a+b, LS); M = 1 mm.

teralzele spricht für eine Zugehörigkeit zu den Lestidae, was nach BECHLY (1996) eine Autapomorphie dieser Gruppe zu sein scheint. Ein auffälliges Merkmal ist aber auch der konvex vorgezogene Costalrand. Hierbei handelt es sich nach BECHLY (1996) um eine mögliche Autapomorphie der Thaumateurinae. Jedoch tritt dieses Merkmal auch bei den Lestidae und den nur noch fossil bekannten Sieblosiidae auf, worauf RUST (1999: 18) hinweist. Als weitere abgeleitete Merkmale treten bei den Lestidae eine Verbreiterung des Raumes zwischen IR2 und RP3/4 und ein deutlicher zickzack-Verlauf von MA auf. In der Ausprägung dieser Merkmale weisen die Eckfelder Exemplare keine Übereinstimmung auf. Innerhalb der Lestinoidea (Megalestidae + Lestidae *sensu* BECHLY 1996) sind damit die fossilen Arten wohl eher als Stammgruppenvertreter der Lestidae anzusehen. In der Ausprägung ihrer Flügelmerkmale nehmen sie eine "intermediäre" Stellung zwischen den Megalestidae und den Lestidae ein. Jedoch muss die Frage nach der systematischen Zugehörigkeit zunächst noch offen bleiben, da für die Megalestidae noch keine Autapomorphien nachgewiesen werden konnten (BECHLY 1996). Rezent sind die Lestidae weltweit verbreitet. Die Megalestidae hingegen sind mit mehreren Arten vor allem auf China und Indien beschränkt. Fossil sind sie bislang nicht bekannt (FRASER 1957).

Biologie: Bei den Zygopteren handelt es sich überwiegend um kleinere Libellen. Die Größe ist hauptsächlich eine Anpassung an ihre eher kryptische Lebensweise. Sie besiedeln vorwiegend den mit Gräsern, Binsen und Seggen bewachsenen Uferbereich von Seen und Flüssen. Durch die Anpassung ihres Flugapparates, an einen langsameren Manövrierflug, sind sie in diesem Habitat optimal gegen ihre Fressfeinde (z.B. Vögel) geschützt (BECHLY 1996).

5.2 Anisoptera (Großlibellen)

Die Monophylie der Anisoptera ist durch eine Vielzahl von Merkmalen gut belegt (u.a. BECHLY 1996; BECHLY et al. 1998). Die ältesten Fossilfunde stammen aus dem oberen Lias von England (TILLYARD 1925, 1935). Zur Klärung der Verwandtschaftshypothese können die Eckfelder Funde nicht beitragen, da eine Aufspaltung in die verschiedenen Gruppen wahrscheinlich schon sehr früh im Mesozoikum stattgefunden hat.

Aus Eckfeld liegen nur zwei äußerst schlecht erhaltene Flügelfragmente vor.

Gomphaeschnidae gen. et sp. indet.
(Anisoptera: Aeshnoptera: Neoaeshnida)
(Abb. 8)

Untersuchtes Material: PE_1990/183, LS, isoliertes Flügelfragment; PE_1990/1008 a+b, LS, stark deformiertes Hinterflügelfragment (?).

Maße (in mm): Erhaltene Länge 17,68; max. erhaltene Breite 8,37.

Beschreibung: Vom fragmentarisch erhaltenen Flügel (PE_1990/183, LS) sind nur die Bereiche um den Nodus erhalten. Flügelbasis und -apex sind nicht erhalten. Die 1,48 mm lange Nodusquerader und Subnodus sind mäßig schräg verlaufend. Im Postnodalraum sind fünf Queradern erhalten, die nicht mit den Queradern im Postsubnodalraum verbunden sind. Dieser Raum (zwischen RA und RP1) ist durch eine große Lücke gekennzeichnet ("cordulegastrid gap" *sensu* BECHLY 1996). RP2 entsteht vermutlich genau auf Höhe vom Subnodus. Die Gabelung von IR2 und RP3/4 liegt 4,05 mm bzw. 5,13 mm basal des Nodus. Letztere Gabelung wird auch als Mittelgabel bezeichnet. Das Interradial- und Postradialfeld mit zahlreichen Flügelzellen erhalten. Beim Interkalarader-Radial-Supplement und Medial-Supplement sind nur die distalen Bereiche fragmentarisch überliefert. Die erhaltenen Bereich von Mspl verlaufen gerade und nahezu parallel zu MA. MA ebenfalls nur fragmentarisch basal des Nodus überliefert.

Bei PE_1990/1008 a+b, LS handelt es sich vermutlich um ein Hinterflügelfragment, da Teile des Analfeldes, wie die Analschleife (bestehend aus vier Zellen) erhalten sind.

Bemerkungen: Die Erhaltung der beiden Flügelfragmente lässt eine genauere Bestimmung nicht zu. Dennoch spricht die große "Lücke" im äußersten distalen Bereich des Antesubnodalraumes für eine Zugehörigkeit zu den Gomphaeschnidae (LOH-

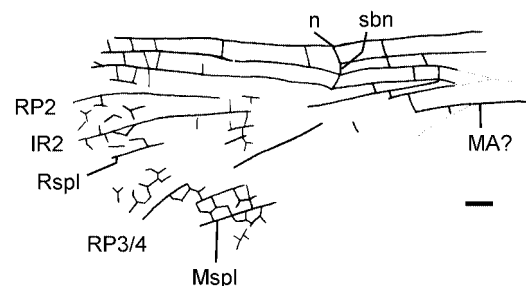


Abb. 8: Gomphaeschnidae gen. et sp. indet.; Vorderflügelfragment (PE_1990/183, LS); M = 1 mm.

MANN 1996). Konvergent ist eine solche Cordulagastriden-Lücke aber auch bei den Araripegomphidae, Cordulagomphinae und den Cavilabiata entwickelt (BECHLY 1996, BECHLY et al. 1998: Charakter 3). Ferner spricht der nahezu parallele Verlauf von Mspl zu MA für eine systematische Zuordnung zu den Gomphaeschnidae. Zu den Gomphaeschnidae werden die womöglich paraphyletischen "Gomphaeschninae" (WIGHTON & WILSON 1986) und die

Gomphaeschnaoidinae gestellt. Beide beinhalten jeweils nur wenige Gattungen.

Biologie: Heutige Angehörige der Gomphaeschnidae sind gute Flieger und hauptsächlich in den warmen Regionen der Erde verbreitet. Dort leben sie vor allem an Seen und Strömen (RUST 1999).

6 Plecoptera (Stein- und Uferfliegen) ?

Die Plecoptera sind eine stammesgeschichtlich alte Insekten-Ordnung, die bereits seit dem Ober-Perm durch Funde von Imagines als auch Larval-Stadien bekannt ist (CARPENTER 1992). Ihre Körperform hat sich seither nicht nennenswert verändert.

Funde aus dem Tertiär sind relativ selten und gehören alle bereits rezenten Familien und Gattungen an (Tab. 1).

Rezent sind ca. 2000 Arten bekannt, die sich auf zwei Unter-Ordnungen (Antarctoperlaria und Arctoperlaria) verteilen (ZWICK 2000). Die Antarctoperlaria sind nur in Süd-Amerika, Australien, Tasmanien und Neuseeland verbreitet, während die Arctoperlaria hauptsächlich die Nordhemisphäre besiedeln (THEISCHINGER 1991). Ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt in den gemäßigten Klimazonen. In den Tropen sind nur wenige Arten zu finden.

Die Mundwerkzeuge der Plecoptera-Larven sind in der Regel wenig spezialisiert. Die meisten Larven ernähren sich von organischem Detritus. Einige, wie die Eustheniidae und die Perloidea, ernähren sich räuberisch (HYNES 1976). Im Gegensatz zu den detritivoren Plecopteren sind bei ihnen die Maxillen

und Mandibeln erheblich verlängert und zu kräftigen Greiforganen entwickelt (Abb. 9A, C).

Plecoptera gen. et sp. indet.

(Abb. 9, Taf. 1, Fig. d, e)

Untersuchtes Material: PE_1992/280, LS; PE_1990/783 a+b, LS.

Beschreibung: Die Exemplare sind sehr schlecht erhalten, so dass nur wenige Merkmale erkennbar sind. Auffällig sind besonders die großen Mandibeln, die von der Ventralseite zu sehen sind. Ihr Umriss ist triangular. Sie enden beide in zwei klauenartigen Spitzen. Vom Thorax, den Beinen und dem Abdomen sind keine Strukturen erkennbar. Die Cerci sind lang und fadenförmig entwickelt und bestehen aus zahlreichen Segmenten.

Bemerkungen: Eine genauere Bestimmung lassen die Funde nicht zu. Da jedoch die Mandibeln kräftig entwickelt sind, kommen eigentlich nur Angehörige der Eustheniidae oder Perloidea in Be-

Tab. 1: Zusammenstellung tertiärzeitlicher Plecoptera-Fundstellen (nach CARPENTER 1992; ROSS & JARZEMBOWSKI 1993)

Stufe	Lokalität / Familie
Pliozän	<ul style="list-style-type: none"> • Willershausen (Taeniopterygidae) • Honshu Island (Japan) (Perlidae)
Miozän	<ul style="list-style-type: none"> • Honshu Island (Japan) (?) • Latha Formation, Idaho (USA) (Leuctridae)
Miozän - Oligozän	<ul style="list-style-type: none"> • Bitterfelder Bernstein (Leuctridae) • Bembridge, Isle of White (GB) (Leuctridae) • Ruby River, Montana (USA) (Leuctridae) • Rott (Leuctridae)
Eozän	<ul style="list-style-type: none"> • Baltischer Bernstein (Perlidae, Perlidae, Taeniopterygidae, Nemouridae, Leuctridae)

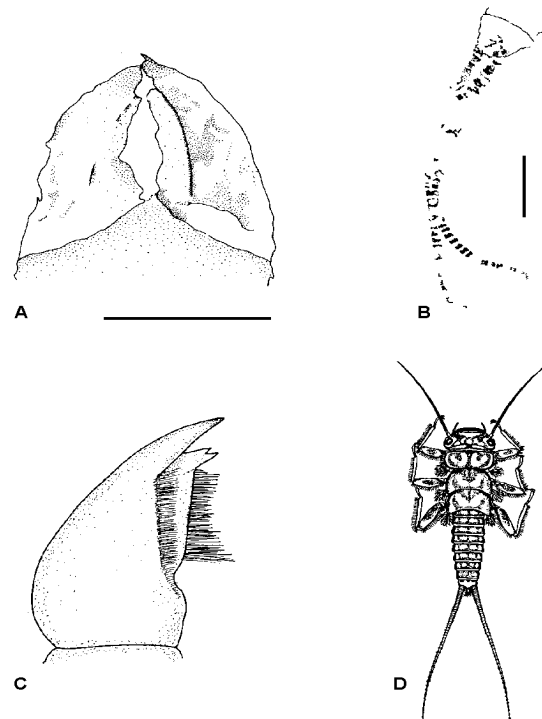


Abb. 9: Vergleichende Darstellung verschiedener Angehöriger der Arctoperlaria. A: Plecoptera gen. et sp. indet.; Mandibeln des Exemplars aus dem Eckfelder Maar (PE_1992/280, LS); M = 1 mm; B: Plecoptera gen. et sp. indet.; Cerci, selbes Exemplar; M = 1 mm; C: *Dinocras* sp. (Perlidae) – Mandibel-Unterseite, rezent; ohne Maßstab; D: *Dinocras* sp. (Perlidae) – Gesamthabitus, rezent; ohne Maßstab; [Abb. 9C und D nach WICHARD et al. 1995].

tracht. Die heutige Verbreitung der Angehörigen der beiden Unter-Ordnungen bestätigt dies auch indirekt, da sie sich mit den Grenzen der beiden Großkontinente Laurasia und Gondwana deckt. So erfolgte die Separation der beiden Gruppen vermutlich durch den Zerfall Pangaeas, der weit vor dem

Tertiär bereits abgeschlossen war.

Da in tertiärzeitlichen Ablagerungen bislang auch noch keine Angehörigen der Unter-Ordnung Ant-arctoperlaria gefunden wurden (siehe Tab. 1), ist eine Zugehörigkeit zu den **Arctoperlaria** deshalb sehr wahrscheinlich.

7 Dermaptera (Ohrwürmer)

Dermaptera sind eine eher kleine Insekten-Ordnung. Sie sind rezent mit ca. 2000 Arten in allen tiergeographischen Regionen, aber vornehmlich in den Tropen verbreitet (SAKAI 1996). Ordnungstypische Merkmale sind neben den kräftigen, aus den beiden Cerci gebildeten Zangen am Abdominalende vor allem die Ausbildung der Hinterflügel (GILES 1963; HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001). Sie sind kompliziert zusammengelegt, und das vordere Costalfeld ist weitgehend zugunsten eines großen Anal-fächers verkleinert.

Neueste phylogenetische Untersuchungen, die vor allem die Hinterflügelmorphologie berücksichtigt haben, zeigen, dass es sich bei den Dermaptera um eine eindeutig monophyletische Gruppe handelt (KUKALOVÁ-PECK 2001). Die Dermaptera werden in die Forficulina, Arixeniina und Hemimerina eingeteilt. Sowohl die Arixeniina als auch die Hemimerina bestehen nur aus einer Familie. Die Arten beider Taxa leben auf Säugetieren (RENTZ & KEVAN 1991). Jedoch ist die Monophylie der einzelnen Teilgruppen innerhalb der Dermaptera noch umstritten, da bislang nur von vier der neun Unter-Familien eindeutige Autapomorphien bekannt sind (HAAS 1995). Ihre Schwestergruppe ist innerhalb der Dictyoptera (Mantodea + (Blattodea + Isoptera)) zu suchen. Mögliche Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Taxa zu den paraphyletischen "Archidermaptera" haben sich durch die Untersuchungen von HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) nicht bestätigt, wie dies bereits von WILLMANN (1990a, b) vermutet wurde. Hierbei handelt es sich vielmehr um eine Sammelgruppe, in die alle bislang bekannten fossilen Dermaptera gestellt werden.

Die Fossilüberlieferung reicht mit mehreren Gattungen bis in den Jura zurück (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001: Tab. 3). Funde, die man rezenten Teilgruppen zuordnen kann, liegen aus der Unter-Kreide Brasiliens (POPHAM 1990) und dem Paleozän Dänemarks vor (WILLMANN 1990a).

Angehörige der Dermaptera sind im Eckfelder Material stark unterrepräsentiert, was wohl an ihrer ausschließlich terrestrischen Lebensweise und der Flugunfähigkeit vieler Taxa liegt. Obwohl viele Arten flugfähig sind, wurden nur wenige Arten auch fliegend beobachtet (KLEINOW 1966, 1971). Insgesamt liegen bislang fünf Exemplare vor, die vermutlich mehreren Arten angehören. Jedoch ist bei den meisten Exemplaren eine genauere systematische Zuordnung nicht mehr möglich, da wichtige Details, wie z.B. die Tarsalglieder, zu schlecht erhalten sind.

Forficulina gen. et sp. indet.
(Abb. 10, Taf. 1, Fig. f-i)

Untersuchtes Material: PE_2000/1061, LS (komplett); PE_2000/1062 a+b, LS (komplett); PE_2000/1063 a+b, LS (komplett); PE_1993/236 a+b, LS (isol. Abdomen); PE_1993/219 a+b, LS (isol. Abdomen).

Maße (in mm) (gemessen an PE_2000/1061, LS): Gesamtlänge (ohne Antennen) 12,96; Antennenlänge 4,72; Deckflügelänge / -breite 2,83 / 1,08; Cerci 2,56.

Beschreibung: Die Beschreibung bezieht sich auf PE_2000/1061, LS, da es am besten erhalten ist. Das Exemplar lzeigt die Dorsalseite. Der Kopf ist rechteckig im Umriss, verjüngt sich aber leicht zum Pronotum. Die großen Augen befinden sich lateral am Kopf. Die Antennen sind mit neun Gliedern erhalten. Das erste Segment ist tonnenförmig. Die weiteren Segmente sind proximal halb so breit wie distal. Auffallend ist hier die Färbung der Antennenglieder, die an der Basis alle einen hellen Ring zeigen und distal deutlich dunkler werden. Das Pronotum hat einen fast geraden Vorderrand. Der Hinterrand ist sehr undeutlich erhalten. Die Elytren sind beide vom Körper abgespreizt. Sie sind beide rechteckig im Umriss und zeigen in der Mitte einen helleren Streifen, der Rest einer ursprünglichen Färbung sein könnte. Die Hinterflügel sind nur schwach und ohne jegliche Aderung erhalten. Das Abdomen ist spindelförmig. Insgesamt sind zehn Tergite zu erkennen. Die Cerci sind lang und distal des basalen Vorsprunges relativ breit. Zur Spitze hin verschmälern sie sich kontinuierlich. Das Ende der rechten Zange liegt mit der etwas gebogenen Spitze über der linken. Da die Innenkanten der Cerci bei allen Exemplaren sehr dicht beieinander liegen, scheint es sich in allen Fällen um Weibchen zu handeln; denn bei den Männchen ist überwiegend ein rundlicher Zwischenraum vorhanden. Die Extremitäten sind nur relikitär erhalten. Die Tibien des mittleren Extremitätenpaares scheinen verlängert zu sein. Das erste Tarsalglied ist ca. doppelt so lang wie das zweite. Das zweite Tarsalglied scheint aber nicht distal erweitert zu sein.

Bemerkungen: Da die in den meisten phylogenetischen Analysen verwendeten Merkmale (z.B. Genitalien, Tarsalglieder, Hinterflügel) bei den vorliegenden Fossilien nicht erhalten sind, ist eine weitere systematische Einordnung der Funde äußerst schwierig. Es zeigen sich aber habituelle Überein-

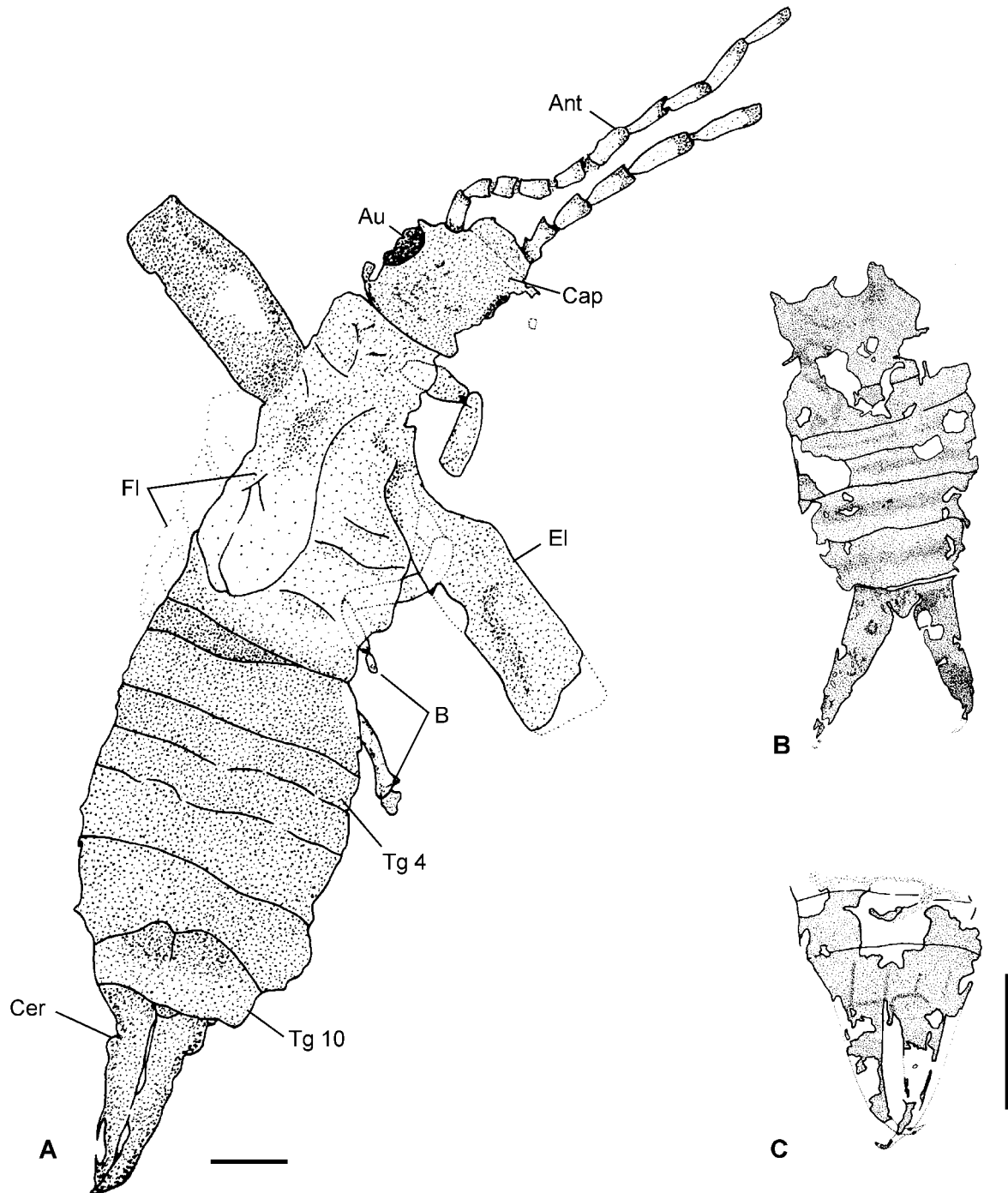


Abb. 10: Forficulina gen. et sp. indet.; A: Gesamthabitus eines weiblichen Tieres (PE_2000/1061, LS); B: Abdomen mit erhaltenen Cerci (PE_1993/236 a+b, LS); C: Übersichtszeichnung der letzten Abdominalsegmente und Cerci (PE_2000/1062 a+b, LS); M = 1 mm.

stimmungen mit rezenten Angehörigen der Eudermaptera (Forficulidae + Spongiphoridae + Chelisoichidae *sensu* POPHAM 1985). Hier könnten sich nähere Beziehungen zu den **Spongiphoridae** ergeben, da bei PE_2000/1061, LS vermutlich das zweite Tarsalglied einfach gebaut ist und das dritte Antennensegment kürzer als das fünfte ist (HINCKS 1957). Hinzu kommt, dass der Kopf im Vergleich zu

seiner Länge relativ breit und die Augen recht groß sind, was besonders bei einigen Spongiphorinae zu beobachten ist (BRINDEL 1973: 174 ff.).

Bei PE_2000/1063 a+b, LS sind die Antennen, ähnlich wie bei Angehörigen der Termiten, perlschnurartig entwickelt, was durchaus auch bei manchen Taxa der Eudermaptera der Fall sein kann, so dass es sich hier um eine andere Art, wenn nicht sogar

eine andere Familie, handeln könnte.

Biostratinomie: Im Gegensatz zu anderen Fundstellen, wie z.B. Enspel, wo über 90 % der Funde aus isolierten Hinterleibssegmenten bestehen (WEDMANN 2000), liegen in Eckfeld überwiegend komplett erhaltene Funde vor. Lediglich bei PE_1993/236 a+b, LS handelt es sich um einen isolierten Hinterleib.

Aktuopaläontologische Untersuchungen haben gezeigt, dass sich die hinteren Körpersegmente mit den Cerci bereits durch geringe mechanische Beanspruchung ablösen und sehr bald absinken (WEDMANN 2000).

Die Erhaltung der Eckfelder Exemplare spricht deshalb für ein relativ schnelles Absinken und Einbettung der Tiere, da sonst wohl mehr isolierte Hinterleibssegmente zu erwarten wären.

8 Blattaria (Schaben)

Die Blattaria sind eine der ältesten Insekten-Ordnungen, die bereits im Ober-Karbon in einer großen Artenfülle weit verbreitet gewesen ist (u.a. SCHNEIDER 1984; ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). So beruht z.B. die Gliederung des Pennsylvanian (Ober-Karbon) in den USA auf Blattaria-Resten (SCHNEIDER 1978). Jedoch scheinen die Schaben nach ihrer enormen Artenfülle im ausgehenden Paläozoikum ihren Entwicklungshöhepunkt überschritten zu haben. Bei allen paläozoischen und mesozoischen Angehörigen der Blattaria handelt es sich um ausgestorbene Gruppen. Mit Beginn des Tertiärs treten erstmals Formen auf, die modernen Gattungen und rezenten Arten zugeordnet werden können (MEUNIER 1921; RUST 1999; SHELFORD 1910).

Heute sind weit über 4000 Arten bekannt, die bevorzugt in tropischen bis subtropischen Klimaten verbreitet sind. Das weitaus größte Artenvorkommen, mit vielen endemischen Arten, liegt in der Neotropis (BEIER 1974).

Die systematische Zuordnung rezenter Taxa wird im wesentlichen anhand der männlichen Genitalien vorgenommen (PRINCIS 1960). Die Taxonomie fossiler Schaben beruht allein auf der Untersuchung des Geäders der Vorderflügel. Dieser Merkmals-Komplex wurde für rezente Taxa eingehend von REHN (1951) untersucht. Eine genauere systematische Zuordnung der Eckfelder Exemplare ist aufgrund der mäßigen Erhaltung der Funde sehr schwierig.

Biostratinomie: Im Eckfelder Maar sind bislang nur 22 Funde geborgen worden, bei denen es sich überwiegend um isolierte Vorderflügel handelt. Lediglich bei PE_2000/1066 a+b, LS handelt es sich um komplettes Exemplar in dorsoventraler Lage. Von den restlichen Funden sind zehn Flügel vollständig erhalten. Bei 40 % dieser Flügel ist das Analfeld durch einen größeren Spalt vom restlichen Flügel getrennt oder es fehlt bereits ganz. Wie aktuopaläontologische Untersuchungen an rezenten Taxa gezeigt haben, löste sich das Analfeld bei allen Versuchstieren nach mehreren Wochen vom restlichen Flügel (LUTZ 1984a). Die Erhaltung der vorliegenden Tiere bzw. deren Flügel scheint somit auf relativ lange Driftzeiten auf der Seeoberfläche hinzudeuten.

8.1 Blattidae

Die Blattidae sind meist mittelgroße Tiere, die voll geflügelt oder auch flügellos sein können. Sie sind vornehmlich in tropischen Gebieten zu finden, wurden aber durch den Menschen nahezu weltweit ver-

breitet (ROTH 1991). Mit über 500 bekannten Arten bilden sie die größte Familie innerhalb der Blattaria (REHN 1951). Nach REHN (1951) ist das Flügelgeäder der Blattidae sehr variabel, so dass generelle Aussagen sehr schwierig sind. Häufig ist R bei ihnen dichotom in mehrere Teiläste gegliedert, und CuA läuft mit mehreren Teilästen in den Hinterrand. Fossil sind Angehörige der Blattidae bereits seit der Unter-Kreide bekannt (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993).

Blattidae gen. et sp. indet.
(Abb. 11)

Untersuchtes Material: PE_2000/1065 a+b, LS; PE_1993/116, LS; PE_1992/523 a+b, LS; PE_1992/348 a+b, LS; PE_1990/1019 a+b, LS; PE_1990/448, LS.

Beschreibung: Die vorliegenden Vorderflügel sind bis zu 28 mm lang und 8,8 mm breit. Der Umriss ist langgestreckt oval. Der Apex ist leicht vorgezogen. Sc ist distal leicht konkav gebogen, bevor sie in den Vorderrand mündet. R besteht aus mehreren Teilästen, die teilweise mehrfach dichotom gegabelt sind. Alle verlaufen parallel und enden im Vorderrand. RP ist deutlich entwickelt und langgestreckt. M und CuA verlaufen parallel zueinander, wobei beide Hauptaderstämme in mehrere sich weiter aufgabelnde Anteile gegliedert sind, die in den Apex bzw. Flügelhinterrand münden. Das Zwischengeäder ist weitständig intercalat ausgebildet.

Bemerkungen: Die Flügel zeigen große Übereinstimmungen mit Angehörigen der Gattung *Periplaneta* BURMEISTER. Die Gattung ist aus dem Baltischen Bernstein bislang nur mit einer Art bekannt (SHELFORD 1910). Aus der Grube Messel liegen mehrere Arten vor, die von MEUNIER (1921) zu *Periplaneta* gestellt worden sind. Deshalb scheint die Zugehörigkeit der Eckfelder Exemplare zur Gattung *Periplaneta* oder einem nahe verwandten Ta-

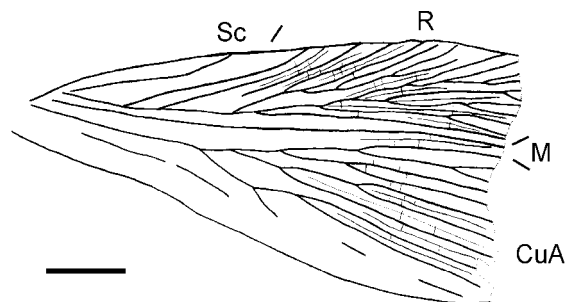


Abb. 11: Blattidae gen. et sp. indet.; Vorderflügelfragment (PE_1992/523 a+b, LS); M = 3 mm.

von sehr wahrscheinlich zu sein, was aber erst durch besser erhaltene Funde geklärt werden kann.

8.2 Blattellidae

Die Blattellidae (= Phyllodromiidae) sind innerhalb der Blaberoidea die artenreichste Familie. Sie kommen mit über 1700 Arten weltweit vor (ROTH 1991). Überwiegend konzentrieren sie sich aber auf tropische und subtropische Regionen (Australien und Südamerika) (BEIER 1974). Im Baltischen Bernstein ist diese Familie unter den Angehörigen der Blattaria mit am häufigsten zu finden. Bislang sind sieben Taxa bekannt, die alle auch noch rezent vorkommenden Gattungen zugeordnet werden können (SHELFORD 1910).

Blattellidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 12, Taf. 2, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_2000/1070 a+b, LS; PE_1997/60 a+b, LS; PE_1992/327 a+b, LS.

Beschreibung: Es handelt sich um isolierte Vorderflügel und Vorderflügelbruchstücke, die eine Länge von ca. 21 mm und eine Breite von 8,3 mm erreichen. Der Umriss ist nahezu rechteckig, der Apex eher stumpf. Sc läuft leicht sigmoidal geschwungen in den Vorderrand. R ist mehr oder weniger geschwungen und läuft mit zahlreichen Teilästen ebenfalls in den Vorderrand. RP ist eher langgestreckt und kräftig entwickelt. M und Cu fusionieren basal, verlaufen distal annähernd parallel und münden mit zahlreichen Teilästen in den Apex bzw. Hinterrand. Aufgrund der starken Sklerotisierung der Flügelmembran ist die Aderung distal der Mitte nicht gut zu erkennen.

Bemerkungen: Ein Zuordnung zu den Blattellidae erfolgt vor allem wegen des langen R und der Einmündung mehrerer Teiläste von M und Cu in

den Flügelapex. Dies sind nach REHN (1951) Merkmale, die vor allem bei Angehörigen der Blattellidae zu finden sind.

Blattellidae gen. et sp. indet. 2

Untersuchtes Material: PE_2000/1069, LS; PE_2000/1068 a+b, LS; PE_1997/43, LS.

Beschreibung: Die Vorderflügel sind im Vergleich zu Blattellidae gen. et sp. indet. 1 deutlich kleiner. Bei den vorliegenden Exemplaren handelt es sich um bis zu 15,5 mm große, rechteckige, basal etwas verbreiterte Vorderflügel bzw. Vorderflügelfragmente.

Wie für die Blattellidae typisch, laufen M und CuA nahezu parallel in den Flügelapex. Das Analfeld ist durch eine deutliche Furche vom Rest des Flügels abgetrennt und trägt ca. 10-11 Längsadern. Das Zwischengeäder ist deutlich intercalat ausgeprägt.

Bemerkungen: Ähnlich wie bei Blattellidae gen. et sp. indet. 1 laufen auch hier Teiläste von M und Cu in den Flügelapex, weshalb die drei Exemplare ebenfalls zu den Blattellidae gestellt werden. Die Art ist aber deutlich kleiner und zeigt ein auffälliges Zwischengeäder, das durch die pyritisierten Adern besonders hervorgehoben wird. Ein ähnlich ausgebildetes Zwischengeäder tritt aber auch innerhalb der Blaberiden-Gattung *Rhyparobia* FABRICIUS auf, die rezent vor allem zirkumtropisch verbreitet ist (BEIER 1974).

8.3 Blaberidae

Die Blaberidae bilden innerhalb der Blaberoidea die zweitgrößte Familie mit weit über 1500 Arten. Sie sind wie fast alle Großgruppen innerhalb der Blattaria weltweit verbreitet, vor allem aber in Mittel- und Süd-Amerika (ROTH 1991). Nach ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) sind die ersten Angehörigen der Blaberidae erst aus dem obersten Eozän (Priabonian) bekannt. Damit wäre das Eckfelder Exemplar der bislang älteste Nachweis dieser Familie.

Blaberidae gen. et sp. indet.
(Abb. 13, Taf. 2, Fig. b, c)

Untersuchtes Material: PE_1992/312, LS.

Beschreibung: Es handelt sich um einen isolierten Vorderflügel von ca. 64 mm Länge und ca. 26 mm Breite. Bereiche des Apex, Hinterrandes und das Analfeld sind nicht vorhanden. Das Costalfeld ist relativ kurz und zeigt im basalen Bereich eine

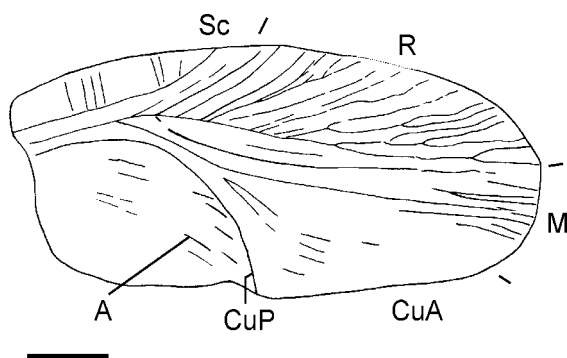


Abb. 12: Blattellidae gen. et sp. indet. 1; Vorderflügel (PE_1992/327 a+b, LS); M = 3 mm.

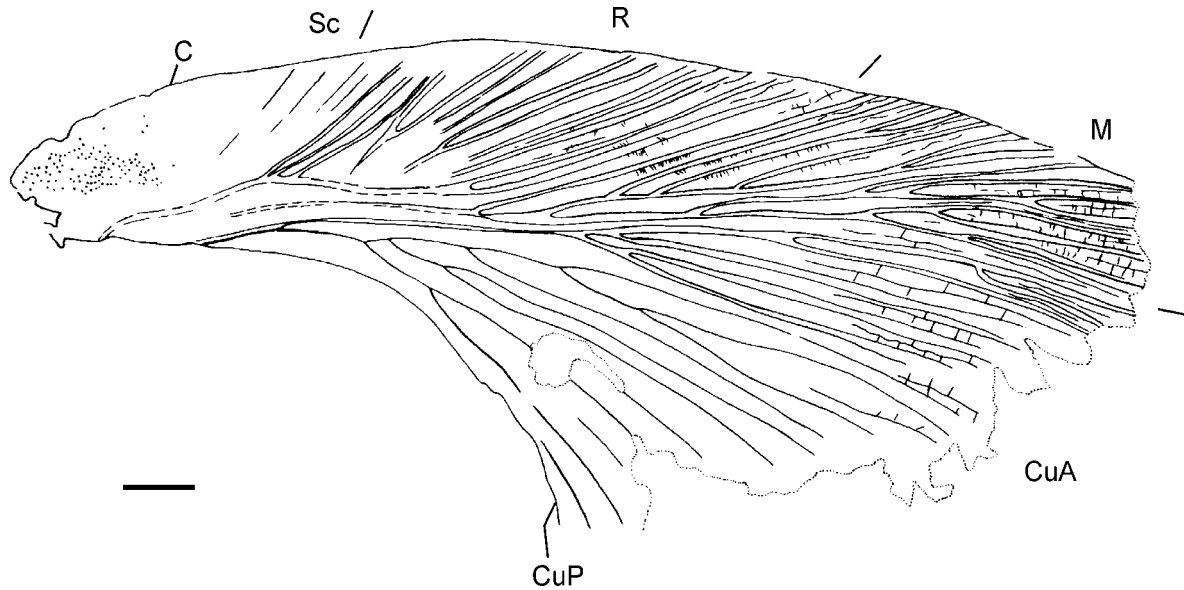


Abb. 13: Blaberidae gen. et sp. indet.; Vorderflügel mit abgelöstem Analfeld (PE_1992/312, LS); M = 4 mm.

auffällige Granulation. Sc läuft gerade in den Vorderrand. R mündet mit 13 Teilästen, von denen manche dichotom gegabelt sind, oberhalb des Flügelapex in den Vorderrand. M verläuft parallel zu R und gabelt sich erstmals dichotom auf Höhe des letzten Astes von R. Die oberen Äste von MA sind einfach gegabelt, die Bereiche von MP teilen sich in mehrere dichotom gegabelte Teiläste und enden im Apex. In der Flügelmitte sind auf R und M deutliche Makrotrichien zu erkennen, die bereichsweise zu Dornen verstärkt sind. CuA gabelt sich in gleichmäßigen Abständen in mehrere parallel zueinander verlaufende Äste. Distal der Flügelmitte ist ein kräftiges Zwischengeäder ausgebildet. Es besteht vornehmlich aus Queradern, die longitudinal zwischen die Hauptader eingeschaltet sind. Auffällig ist auch die erhaltene Flügelfärbung, die im basalen Bereich der Hauptader-Stämme R, M und CuA bandförmig ausgebildet ist und ab der Flügelmitte dann eher flächig ausläuft. Diese Stellen sind auffallend dunkel gefärbt.

Bemerkungen: Die Flügel zeigen große Übereinstimmungen im Geäder mit Angehörigen der Blaberidae. Vor allem in dieser Gruppe kommen großwüchsige Arten, wie z.B. *Blaberus giganteus* (LINNAEUS) vor, die Flügellängen von über 60 mm erreichen. Auch die Flügelfärbung, wie sie beim

Eckfelder Exemplar erhalten ist, ist innerhalb Gattung *Blaberus* nicht selten. Zum Vergleich lag nur *Blaberus atropus* vor, die zwar kleinwüchsiger ist, aber eine ähnliche Flügelfärbung zeigt.

Blattaria gen. et sp. indet.

Untersuchtes Material: PE_2000/1067 a+b, LS; PE_2000/1066 a+b, LS; PE_1993/278, LS.

Beschreibung: Es handelt sich um einen insgesamt 31,7 mm langen, nahezu vollständigen Abdruck eines Angehörigen der Blattaria in Ventral-Ansicht (PE_2000/1066 a+b, LS). Das Pronotum ist 15,1 mm breit und 10,1 mm lang. Der Umriss ist langgestreckt elliptisch, und es zeichnen sich - allerdings nicht deutbar, da stark mit Pyrit überzogen - Details des Kopfes ab. Der Körperumriss ist unscharf. Die Mittel- und Hinterneine sind deutlich zu erkennen. Die Tibien sind kräftig bedorn (Taf. 2, Fig. d). Das Abdomenende ist nicht erhalten. Die Flügel haben sich teilweise von der Dorsalseite durchgeprägt. Sie sind kräftig sklerotisiert. Sc und R sind kräftig entwickelt.

Bei den anderen beiden Funden handelt es sich lediglich um Flügelbruchstücke, die aber aufgrund der starken Sklerotisierung eindeutig diesem Taxa zugeordnet werden können.

9 Isoptera (Termiten)

Termiten bilden mit etwa 2300 beschriebenen Arten eine relativ kleine Ordnung. Dies ist vermutlich auch einer der Gründe dafür, dass sie nicht sehr häufig fossil überliefert wurden (LUTZ 1990; NEL & PAICHELER 1993; WEDMANN 2000). Aus Eckfeld sind bislang 22 Exemplare bekannt, wobei es sich ausschließlich um Geschlechtstiere handelt. Funde von Arbeitern, Soldaten oder gar Larven sind nur aus fossilen Baumharzen bekannt (KRISHNA & EMERSON 1983).

Termiten sind vornehmlich in den tropischen bis subtropischen Regionen verbreitet. Lediglich zwei Arten, die vermutlich eingeschleppt wurden, sind in küstennahen Gebieten Süd-Europas heimisch (KRISHNA 1970). Alle Termiten sind staatenbildend. Es lassen sich drei Morphotypen (Kasten) unterscheiden. Neben den fortpflanzungsfähigen Geschlechtstieren gibt es die Arbeiter, die die größte Kaste bilden, und Soldaten. Eine Ausnahme bilden hier lediglich die ursprünglichen Familien der Isoptera (Mastotermitidae, Kalotermitidae und Termopsidae), bei denen die Arbeiter-Kaste nicht ausgebildet zu sein scheint (KRISHNA 1969). Die Geschlechtstiere (Alates) besitzen als einzige Kaste zeitweilig vollentwickelte Flügel und funktionsfähige Geschlechtsorgane.

Fossil sind bislang ca. 100 Arten beschrieben, wobei die ältesten Angehörigen aus der Kreide stammen (KRISHNA & EMERSON 1983; WEIDNER 1970). Fragliche Funde aus dem Perm von Russland konnten in der Zwischenzeit den "Protorthoptera" zugeordnet werden (EMERSON 1965). Letztere werden aber von vielen Autoren als polyphyletische Gruppe angesehen, deren einzelne Arten sich von unterschiedlichsten Ausgangsformen herleiten lassen (u.a. KUKALOVÁ-PECK & BRAUCKMANN 1992). Jedoch sind prinzipiell Funde aus dem Grenzbereich Paläozoikum/Mesozoikum zu erwarten, da die Imagines der Isoptera viel Ähnlichkeiten mit den Blattoidea haben und diese als Schwesterguppe gewertet werden (EMERSON 1955; HENNIG 1981). Letztere waren bereits im Paläozoikum artenreich vertreten. Die Systematik folgt im wesentlichen der Arbeit von GRASSÉ (1986).

9.1 Mastotermitidae (Riesentermiten)

Die Mastotermitidae zählen zu den ursprünglichsten Termiten, was durch eine Vielzahl von plesiomorphen, "schabenartigen" Merkmalen, wie 5-gliedrige Tarsen, Hinterflügel mit Anallappen oder auch gemeinsamen symbiotischen Mikroorganismen belegt wird (WEIDNER 1966). Die Mastotermitidae sind heute nur noch endemisch mit einer Art, *Mastoter-*

mes darwiniensis FROGGATT 1896, in NW-Australien und einem kleinen Areal um Lae (Papua-Neuguinea) vertreten, wo sie erst nach dem 2. Weltkrieg durch den Menschen eingeschleppt worden sind (EMERSON 1965). Im Tertiär und wahrscheinlich auch schon im Mesozoikum waren sie hingegen mit mindestens drei Gattungen (*Spargotermes*, *Blattotermes*, *Mastotermes*) weltweit vertreten. Lediglich vom afrikanischen Kontinent sind bislang keine fossilen oder rezenten Arten bekannt (Abb. 14).

Die systematische Stellung von *Miotermes*, die nur aus dem Miozän von Radoboj, dem Randecker Maar und Öhningen bekannt ist, ist unsicher. Vermutlich handelt es sich um ein Synonym von *Mastotermes* (EMERSON 1965; NEL 1986). Eine ausführliche Revision, vor allem der fossilen Arten, lieferte EMERSON (1965). NEL & PAICHELER (1993) aktualisierten den bisherigen Kenntnisstand und stellten neue Arten auf. Derzeit beinhaltet die Gattung *Mastotermes* elf valide Arten, die bislang vornehmlich auf den Zeitraum Oligozän - Miozän beschränkt waren. Eine Ausnahme bildet aff. *M. sarthensis* aus dem Cenoman Frankreichs, dessen systematische Stellung aber sehr unsicher ist (NEL & PAICHELER 1993).

Mastotermes sp. indet.

(Abb. 15, Taf. 2, Fig. e-i)

Untersuchtes Material: PE_1990/8, LS; PE_1992/214 a+b, LS; PE_1992/255 a+b, LS; PE_1992/499 a+b, LS; PE_1992/471, LS; PE_1992/375, LS; PE_1993/301 a+b, LS; PE_1993/302 a+b, LS; PE_1994/9 a+b, LS; PE_1994/191 a+b, LS; PE_1997/28 a+b, LS; PE_1997/34 a+b, LS; PE_2000/777, LS; PE_2000/778, LS; PE_2000/779 a+b, LS; PE_2000/780 a+b, LS; PE_2000/781 a+b, LS; PE_2000/782 a+b, LS; PE_2000/960 a+b, LS; PE_2000/1995 a+b, LS; PE_2000/1996 a+b, LS; PE_2000/2016 a+b, LS.

Maße (in mm) (Maße stammen von mehreren Tieren): Körperlänge 18,3; Kopf (Länge/Breite) 4,1/3,3; 23 Antennomere (max. erhalten); Pronotum (Länge/Breite) 1,9/7,8; Meso- und Metanotum (Länge) 2,4; Abdomen 10,1; Tergit (I-X) 1,4, 1,2, 1,1, 0,9, 0,9, 0,9, 0,9, 0,7, 0,7, 0,9; Flügellänge 24,7; Femur 1,8; Tibia 2,3; Tarsus (I-V) 0,14; 0,14; 0,14; 0,14; 0,4.

Beschreibung: Der **Kopf** ist bei PE_2000/778 im seinem Umriss annähernd länglich-oval. Einzelheiten, wie Augen und Ocellen sind nicht zu erkennen. Besonders ausgeprägt hingegen ist eine Y-

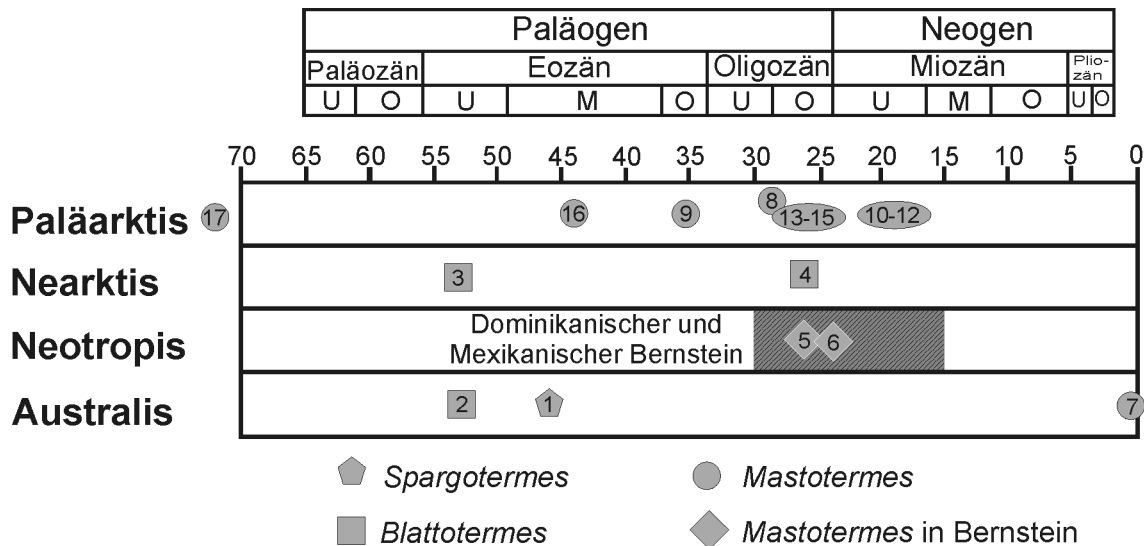


Abb. 14: Verteilung der Mastotermitidae in Bezug zu tiergeographischen Regionen. **Neotropis:** 5. *M. electromexicus* KRISHNA & EMERSON, 1983; 6. *M. electrodominicus* KRISHNA & GRIMALDI, 1991. **Australis:** 1. *S. costalimai* EMERSON, 1965; 2. *B. neoxenus* RIEK, 1952; 7. *M. darwiniensis* FROGGATT, 1896. **Nearktis:** 3. *B. wheeleri* (COLLINS, 1925); 4. *B. massiliensis* NEL, 1986. **Paläarktisch:** 8. *M. anglicus* ROSEN, 1913; 9. *M. bournemouthisensis* ROSEN, 1913; 10. *M. croaticus* ROSEN, 1913; 11. *M. haidingeri* (HEER, 1849); 12. *M. minor* PONGRÁČZ, 1928; 13. *M. heerii* (GOEPPERT, 1855); 14. *M. gallica* NEL, 1986; *M. picardi* NEL & PAICHELER, 1993; 16. Eckfelder Exemplare; 17. aff. *M. sarthensis* SCHLÜTER, 1989. *Miotermes* wird aufgrund seiner unsicheren Stellung nicht berücksichtigt.

Naht, die sich bis auf das Pronotum fortsetzt. Von den Mundwerkzeugen sind nur die Mandibeln bei PE_2000/780 a+b, LS erhalten. Sie haben beide einen dreieckigen Umriss, und es ist jeweils nur der apikale Zahn gut erhalten. Die linke Mandibel trug offenbar noch einen Seitenzahn, der so lang wie der apikale Zahn gewesen sein dürfte. Die rechte Mandibel ist im basalen, inneren Bereich leicht gezähnt. Die Antennen sind annähernd homonom. Nur das erste Fühlerglied ist etwa dreimal so lang wie das zweite und dies hat ungefähr die gleiche Länge wie das dritte bis vierte. Die Zahl der Fühlerglieder ist bei PE_2000/777, LS auf ca. 23 zu schätzen. Das **Pronotum** hat vorgezogene Ekken und ist deutlich breiter als der Kopf. Sein Vorderrand ist nach vorn ausgebogen, seine Hinterecken sind gerundet. **Meso-** und **Metanotum** sind nicht voneinander zu unterscheiden. Am Abdomen lassen sich neun deutlich voneinander abgesetzte Tergite unterscheiden, die teilweise durch sehr schmale, helle Intersegmentalhäute voneinander getrennt sind. Geschlechtsmerkmale sind aber nicht zu erkennen. Cerci sind nur mit 3 Segmenten erhalten. Die **Extremitäten**, mit 5-gliedrigen Tarsen sind gut erhalten. Ferner sind die Vorderbeine 3-gliedrig bzw. die Hinterbeine 4-gliedrig ausgebildet. Das letzte Glied trägt jeweils einen Tibialdorn. Die **Flügelschuppen** sind bei PE_1997/34 a+b, LS besonders gut erhalten. Die Humeralnaht zeigt einen deutlich konvexen Verlauf

und misst 3,1 mm Länge. Sc deutlich entwickelt und ca. auf Höhe der Flügelmitte in den Vorderrand mündend. R mit vier Adern über die Humeralnaht laufend. Dabei gabelt sich R1 aus Sc und R3 aus R2 hinter der Humeralnaht. R1-3 enden vermutlich unverzweigt in den Apex, wohingegen sich Rs mehrmals dichotom gabelt. Im Apex sind teilweise eine netzartige Struktur und queraderähnliche Verdickungen zwischen den Hauptadern erhalten. M gabelt sich im letzten Flügelviertel dichotom und endet direkt im Apex. Cu scheint mit mehreren Ästen, die z.T. nur fragmentarisch erhalten sind, im Hinterrand zu enden. Die restliche Flügeladerung ist erhaltungsbedingt nicht zu identifizieren.

Bemerkungen: Der Besitz eines deutlich 5-gliedrigen Tarsus, der für eine Zugehörigkeit der hier beschriebenen Art zu den Mastotermitidae spricht, muss neu bewertet werden, da dieses Merkmal ebenfalls bei den nur fossil bekannten Gattungen *Termopsis* (Termopsidae), *Ulmeriella* (?) und *Meiatermes* (beide Hodotermitidae) ausgebildet ist (KRISHNA 1990). Hingegen ist die Viergliedrigkeit bei *Archotermitopsis* und allen rezenten Angehörigen der Termopsinae nur scheinbar, da der Tarsus, von der Unterseite betrachtet, ebenfalls 5-gliedrig ist. Bei allen anderen Familien ist der Tarsus 4- bzw. 3-gliedrig (WEIDNER 1970). Dennoch kann eine Zugehörigkeit der Eckfelder Exemplare zu den Termop-

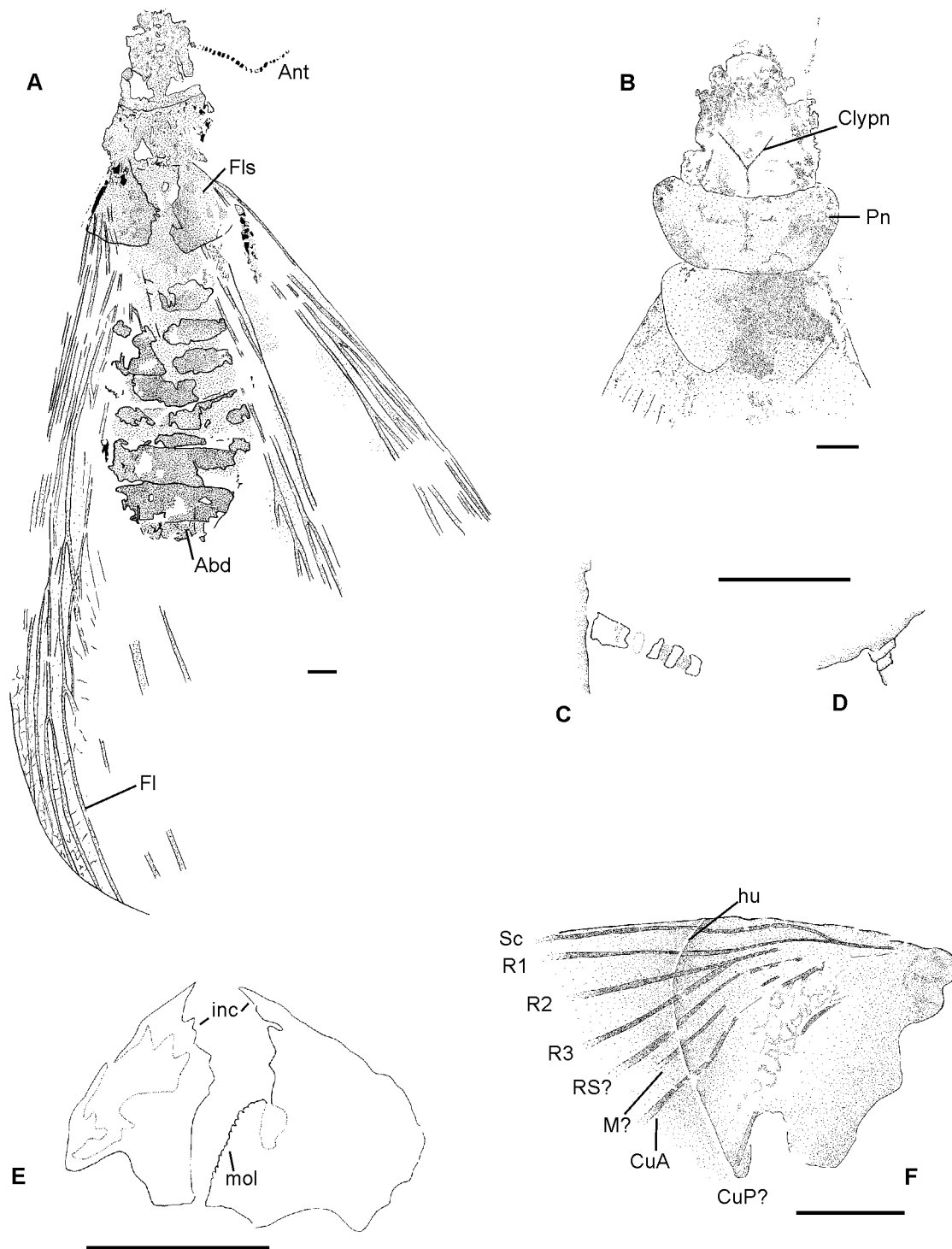


Abb. 15: *Mastotermes* sp. indet.; A: Gesamthabitus (PE_1997/34 a+b, LS); B: Kopf und auffälligem Pronotum (PE_2000/778, LS); C: basale Antennenglieder (PE_1997/34 a+b, LS); D: Cerci (PE_1997/34 a+b, LS); E: Mandibeln (PE_2000/780 a+b, LS); F: Flügelschuppe mit Humeralnaht (PE_1997/34 a+b, LS).

sidiae oder Hodotermitidae ausgeschlossen werden, da sich die Flügeladerungen grundlegend voneinander unterscheiden. Ferner spricht die Ausbildung von drei Tibialdornen an den Vorderbeinen und vier Tibialdornen an den Hinterbeinen (PE_2000/777, LS) eindeutig für die Zugehörigkeit zu den Masto-

termitidae (WATSON & GAY 1991). Innerhalb der Mastotermitidae besteht aufgrund des Verlaufes von Sc, RA, Rs und der Aderung in der Flügelschuppe (siehe Abb. 15) eine nähere Beziehung zur Gattung *Mastotermes* bzw. wegen des flachen Winkels, mit dem die Äste des Rs in den Flügelapex lau-

fen, auch mit *Blattotermes wheeleri* (COLLINS 1925). Jedoch kann eine weitere artliche Zuordnung, die bei den bekannten fossilen Arten lediglich auf Flügelmerkmalen beruht, nicht erfolgen, da diese bei den Eckfelder Exemplaren nur fragmentarisch erhalten sind.

Die Eckfelder Exemplare sind im Aussehen und in den Körpermaßen einander ähnlich, dass ihre Zugehörigkeit zu einer einzigen Art höchst wahrscheinlich ist.

Biostratinomie: Alle Funde zeigen die Ventralseite. Eine Ausnahme bildet hier nur der Fund PE_2000/777, LS, der ventro-lateral zu liegen scheint. Bei 60 % der Funde handelt es sich um geflügelte Geschlechtstiere, die ihre Flügel noch **nicht** abgeworfen haben. Dieser taphonomische Befund zeigt, dass vor allem für die geflügelten Formen während des Schwarmfluges die Möglichkeit bestand, auf die Wasseroberfläche zu gelangen. Die ungeflügelten Arbeiter und Soldaten verlassen in der Regel so gut wie nie ihre Bauten (WEIDNER 1970).

Bei allen Exemplaren mit erhaltenen Flügeln sind diese ausgebreitet oder nach hinten in Ruhelage überliefert. Bei PE_1997/34 a+b, LS scheinen Vorder- und Hinterflügel miteinander verklebt zu sein. Die überwiegend nur fragmentarisch erhaltenen Flügel deuten auf eine längere Driftzeit auf der Wasseroberfläche hin, vermutlich verursacht durch das z.T. stark durch Faulgase aufgequollene Abdomen. Isolierte Flügel sind bislang noch nicht gefunden worden. Dies deutet darauf hin, dass die Termiten nicht in direkter Nähe zum See genistet haben (siehe auch unter folgendem Abschnitt), da sonst eine größere Anzahl von isolierten Flügeln zu erwarten wäre.

Biologie und Paläoökologie: *M. darwiniensis*, die einzige rezente Art der Mastotermitidae, ist heute auf die tropischen Klimabereiche im nord-westlichen Australien und Papua-Neuguinea beschränkt. Die ökologischen Ansprüche sind daher gut bekannt. Die Art besiedelt dort nur ausgewählte Landschaftstypen, die von der Trockensavanne bis hin zu tropischen Trockenwäldern reichen, also Gebiete, in denen ein arides bis semihumides Klima vorherrscht (NEL & PAICHELER 1993). Hier sorgen die Tiere vor allem für eine tiefgründige Lockerung des Bodens, was in ihren Nestern für die nötigen Bodenfeuchteverhältnisse sorgt.

Gebiete mit einer dichten, tropischen Regenwaldvegetation werden nicht besiedelt. Soweit bislang bekannt, wurde der Eckfelder Kratersee von einer

dichten Tropenwaldvegetation umgeben (z.B. NIKKEL 1996, WILDE & FRANKENHÄUSER 1998), was gegen eine Besiedelung der näheren Umgebung des damaligen Sees sprechen könnte und - neben biostratinomischen Faktoren - ebenfalls die geringen Fundzahlen erklären würde. Jedoch müssen potentielle Nistmöglichkeiten nicht weit entfernt gewesen sein, da Termiten keinen guten Flieger sind. Vermutlich ist die erhöhte Feuchtigkeit des ehemaligen Lebensraumes als limitierender Faktor stärker zu bewerten, als die Konkurrenz zu anderen Termiten-Arten. Dies scheint sich durch die Freilandbeobachtungen an der erst vor 50 Jahren in Papua-Neuguinea eingeschleppten *M. darwiniensis* zu bestätigen. Dort besiedelt die Art nur kleine Areale eines ehemaligen Regenwaldgebietes, wo der Boden stark durch den Menschen kurlandschaftlich verändert worden ist (EMERSON 1965; NEL & PAICHELER 1993). In den angrenzenden Tropenwaldarealen ist eine artenreiche Termiten-Fauna vorhanden. Dieser ökologisch eher eng begrenzte Lebensraum macht Angehörige der Mastotermitidae, für paläoklimatologische und paläoökologische Fragestellungen besonders interessant. So zeigt sich eine mögliche Korrelation zwischen den Fundorten fossiler Mastotermitidae (z.B. "London clay", Eckfeld, Radoboj, Mexikanischer und Dominikanischer Bernstein) und den steigenden Temperaturen am Ende des Paleozän, welche vielerorts, vor allem durch Pflanzenfunde belegt, ein tropisches Klima erkennen lassen (EMERSON 1965; JARZEMBOWSKI 1980; PONGRÁCZ 1928). Einhergehend mit der Erhöhung der Globaltemperaturen war auch eine Erhöhung der Gesamtniederschläge. Die Mastotermitidae waren in diesem Zeitraum disjunkt verbreitet (siehe Abb. 16).

Mit Beginn des späten Eozäns jedoch führt eine mehr oder minder rasche globale Abkühlung (bis ins späte Oligozän) auch zu einem möglichen Rückgang der jährlichen Niederschläge (MAI 1995: 464, Abb. 183). Die größte Verbreitung der Mastotermitidae konzentriert sich in dieser Zeit auf Mittel- und Ost-Europa. Mit der langsamen Anpassung des Klimas an heutige Verhältnisse, beginnend im ausgehenden Miozän, obwohl das mittlere Miozän noch einmal recht warm gewesen ist (MAI 1995: 462, Abb. 181; "mittelmiozäne Erwärmung"), verschieben sich die subtropischen bis tropischen Klimazonen der Erde immer weiter in äquatoriale Richtung, und die Mastotermitidae, speziell die Angehörige von *Mastotermes*, ziehen sich aus Europa zurück (Abb. 16).

An ihre Stelle trat vermutlich die Gattung *Reticulitermes* (Rhinotermitidae), welche mit mehreren Ar-

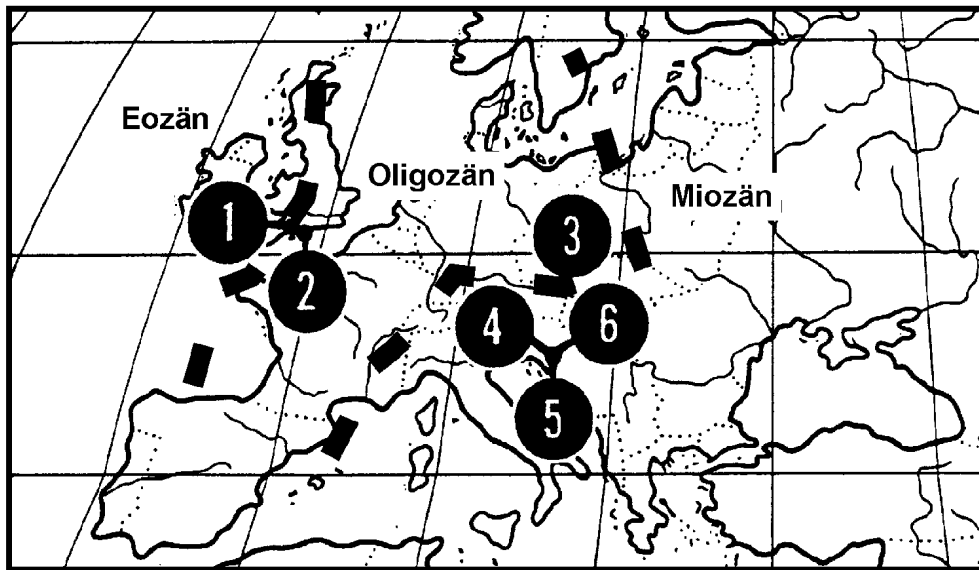


Abb. 16: Verbreitung der fossilen Arten der Gattung *Mastotermes*. 1. *M. bouenmouthensis*, 2. *M. anglicus*, 3. *M. heerii*, 4. *M. haidingeri*, 5. *M. croaticus*, 6. *M. Minor*. Zur zeitlichen Verbreitung siehe Abb. 14 (verändert nach EMERSON 1965)

ten schon aus dem Baltischen Bernstein bekannt ist. Rezente Angehörige bevorzugen heute ein eher warmgemäßigtes Klima, wie ihr Vorkommen in

südlichen Bereichen Europas zeigt. Nur in Süd-Flo-rida kommt *Reticulitermes* zusammen mit tropi-schen Arten vor (WEIDNER & RIOU 1986).

10 Orthoptera (Spring- oder Heuschrecken)

Die Orthopteren umfassen heute mehr als 20000 Arten, die eine weltweite Verbreitung zeigen. Die größte Diversität haben sie jedoch in den Tropen. Orthopteren finden sich in fast allen terrestrischen Ökosystemen, wo sie zum Teil massenhaft auftreten. Bekannt sind saisonale Wanderungen mancher Orthopteren-Taxa in Afrika, die dort Ernten durch Fraß stark beschädigen können. Der überwiegende Teil der Orthoptera ernährt sich phytophag. Von einigen Taxa ist aber auch bekannt, dass sie sich auch omnivor ernähren. Die Weibchen legen ihre Eier mit Hilfe ihres säbelartigen Ovipositors in den Boden oder in Pflanzen.

Generell hat sich die monophyletische Entstehung der Orthoptera, die die beiden Unter-Ordnungen Ensifera und Gaelifera umfassen, durchgesetzt (HENNIG 1981; GOROCHOV 1995). Untersuchungen an rezenten Angehörigen, sprechen für nähere verwandtschaftliche Beziehungen der Ensifera zu den Dictyoptera (= Mantodea + (Blattodea + Isoptera)), als für ein Schwestergruppenverhältnis zu den Caelifera (KAMP 1973; KRISTENSEN 1991). Dies wird auch durch molekulare Daten unterstützt (FLOOK et al. 1999).

Erste fossile Stammgruppenvertreter der Orthopteren sind aus dem Ober-Karbon bekannt. Erste fossile Ensifera sind aus dem Perm nachgewiesen (BETHOUX et al. 2002) und die ersten Angehörigen der Caelifera sind aus der Trias bekannt (CARPENTER 1992; GOROCHOV 1995; KUKALOVÁ-PECK 1991).

Insgesamt liegen aus Eckfeld bislang nur sechs

(zwei stark pyritisierte Komplettfunde und vier schlecht erhaltene Flügel) Funde vor, die aber alle ungenügend erhalten sind, so dass eine genauere systematische Bestimmung nicht möglich ist. Sie können lediglich aufgrund ihres Habitus zu den Orthoptera gestellt werden. Bei PE_1994/18 a+b, LS scheint eine weitere Bestimmung möglich. Hier könnte es sich aufgrund des schlanken Flügelhabitus und der relikitär erhaltenen Flügeladerung, um einen Angehörigen der Tettigoniidae handeln.

Biostratinomie: Der Grund für die Seltenheit und auch schlechten Erhaltung der Orthopteren, liegt vermutlich im guten Schwimmvermögen dieser Gruppe und dem „kleinen“ Durchmesser des ehemaligen Eckfelder Maar-Sees. Wie experimentelle Versuche an rezenten Taxa gezeigt haben (LUTZ 1990: 17), sind Orthopteren durchaus in der Lage, aktiv, durch Schwimmen die Wasseroberfläche zu verlassen oder zumindest mehrere Stunden auf der Wasseroberfläche zu driften, ohne zu ertrinken. Letztendlich führen beide Prozesse zu einer taphonomischen Überlieferungslücke (Drift in den Uferbereich, Fraßlücke, starke Disartikulation bei langen Driftzeiten).

In marinen Ablagerungen ist diese Gruppe hingegen deutlich häufiger vertreten, wie die Ergebnisse der Untersuchungen aus der Fur- und Olst-Formation zeigen (RUST 1999). Die Gründe hierfür sind vor allem in taphonomischen (u.a. längere Driftzeiten, gutes Schwimmvermögen) und biologischen (u.a. ausgedehnte Schwarmflüge von Weibchen über das offene Meer) zu suchen (vgl. LUTZ 1997; RUST 1999).

11 Phthiraptera (Tierläuse)

Bei den Phthiraptera handelt es sich um überwiegend sehr kleine Ektoparasiten, die auf Vögeln und Säugetieren leben. Dabei ernähren sie sich vorwiegend vom Wirtsblut oder nehmen kleine Teile der Haut und Federn auf. Insgesamt sind heute über 3700 Arten bekannt, die z.T. starke morphologische Anpassungen für eine Lebensweise auf ihren Wirten zeigen (CALABY & MURRAY 1991). So wurden mit Hilfe von Tierläusen die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der Flamingos zu den Entenvögeln geklärt (OLSON & FEDUCCIA 1980).

Die systematische Stellung der Tierläuse war lange Zeit umstritten, da alle Formen einander äußerlich sehr ähnlich sind (mit Ausnahme der Rhynchophthirina). Allgemein werden sie heute in vier Unter-Ordnungen geteilt, wobei die Amblycera + Isochoera als "Mallophagen" zusammengefasst werden und vornehmlich Vögel befallen. Die beiden anderen Unter-Ordnungen, Rhynchophthirina und Anoplura

(Echte Läuse), finden sich hauptsächlich auf Säugetieren (LYAL 1985).

Über die Phylogenie der Phthiraptera lassen sich recht wenige Aussagen machen, da sie fossil nahezu unbekannt sind. Lediglich aus dem Pleistozän, dem Baltischen Bernstein und der untersten Unter-Kreide von Transbaikalia (Zaza Formation) sind bislang Fossilien beschrieben worden (BOUCOT 1990; RASNITSYN & ZHERIKHIN 1999). Bei den Funden aus dem Baltischen Bernstein handelt es sich allerdings nur um isolierte Eier, die keine Bestimmung auf Familienniveau zulassen (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993; VOIGT 1952).

Rückschlüsse auf den Ursprung der Phthiraptera lassen sich deshalb nur aus dem Alter der postulierten Wirtsgruppen und/oder der postulierten Schwestergruppe ziehen. Vermutlich haben sie sich aus einem ursprünglichen Psocoptera-Verwandten entwickelt, welche sich dann als Ektoparasiten auf Pterosauriern und vermutlich dann auch auf Vögeln weiterentwickelten (KIM & LUDWIG 1982; RASNITSYN & ZHERIKHIN 1999).

Somit könnte das Mindestalter der Phthiraptera mit dem ersten Auftreten von Pterosauriern und Vögeln und der damit verbundenen Entwicklung eines Feder- und Haarkleides, im Jura zusammenfallen.

Durch den Fund von *Saurodectes vrsanskyi* RASNITSYN & ZHERIKHIN aus der untersten Unter-Kreide scheint sich diese Annahme zu bestätigen. Ob es sich hierbei tatsächlich um einen Angehörigen der Phthiraptera handelt, kann aber meineserachtens erst durch weitere und bessere erhaltene Funde geklärt werden.

Phthiraptera gen. et sp. indet.

(Phthiraptera: Amblycera: Menoponidae)

(Abb. 17A, Taf. 3, Fig. a, b)

Untersuchtes Material: PE_1997/33, LS.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist 7,01 mm lang und 3,08 mm breit und bis auf die apikalen Kopfbereiche und die Extremitäten nahezu vollständig erhalten. Die Kopfkapsel ist nur an ihrer Basis erhalten. Die Ecken sind deutlich nach hinten ausgezogen. Der Prothorax ist vorgestreckt und rechteckig bis oval im Umriss. Der Übergang zwischen dem Meso- und Metathorax ist sehr undeutlich. Das Abdomen besteht aus neun Segmenten, die jeweils lateral lange und kräftige Borstenbüschel tragen. Insgesamt ist das vorliegende Exemplar auch auf der Dorsalseite mit kräftigen Borsten und Härchen besetzt. Von den sechs Beinen lassen sich auf der rechten Seite lediglich zwei

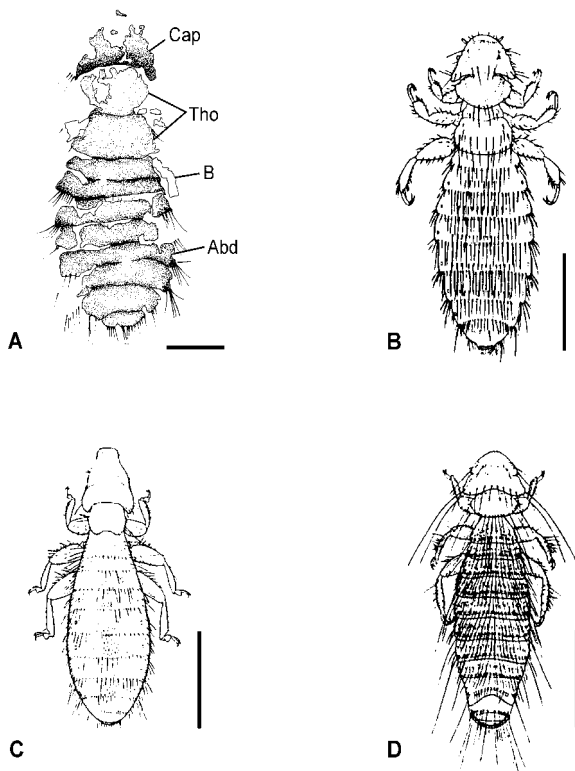


Abb. 17: Vergleichende Darstellung verschiedener Angehöriger der Phthiraptera. A: Phthiraptera gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar aus dem Eckfelder Maar (PE_1997/33, LS); M = 1 mm; B: *Paraheterodoxus insignis* (Amblycera: Boopidae), rezent; M = 1 mm; C: *Laemobothrion tinnunculi* (Amblycera: Laemobothriidae), rezent; M = 1 mm; D: *Menacanthus sreamineus* (Amblycera: Menoponidae), rezent; M = 1 mm; [Abb. 17B, C, D nach CALABY & MURRAY 1991].

Fragmente und auf der linken Seite nur ein Rest erkennen. Das zweite Beinpaar steht lateral weit über den Körperrand hinaus. Das dritte Beinpaar ist nach hinten gerichtet.

Bemerkungen: Habituell zeigt das Eckfelder Exemplar große Übereinstimmungen mit Angehörigen der Amblycera (siehe Abb. 17B-D) (WAPPLER, SMITH & DALGLEISH in Vorb.). Sie bilden auch die größte Teilgruppe innerhalb der Phthiraptera.

Angehörige der Amblycera befallen mit über 2000 Arten Vögel und mit ca. 350 Säugetiere (CALABY & MURRAY 1991). Dabei scheinen die Amblycera noch Merkmale zu zeigen, die auch bei Angehörigen der Psocoptera vorkommen (Symplesiomorphien?) (LYAL 1985).

Eine Zugehörigkeit zu den Rhynchophthirina (Elefantenläuse) kann aufgrund des völlig unterschiedlichen Habitus sicher ausgeschlossen werden.

12 Hemiptera (Schnabelkerfe)

Die Hemiptera sind im Eckfelder Material bislang mit 140 Funden vertreten. Ein Großteil kann den verschiedenen Teilgruppen der Heteroptera zugeordnet werden. Jedoch ist bei 23 % der Funde die Erhaltung so ungenügend, dass weder eine nähere Bestimmung noch eine nähere Zuordnung zu einer der Teilgruppen der Heteroptera erfolgen kann.

Obwohl die Monophylie der Hemiptera durch eine ganze Reihe von abgeleiteten Merkmalen gut begründet ist (u.a. CARVER et al. 1991; HENNIG 1981; STRÜMPPEL 1983; WHEELER et al. 1993), kann die traditionelle Einteilung der Schnabelkerfe in die „Homoptera“ und Heteroptera nicht mehr aufrecht erhalten werden. Vielmehr werden die Hemiptera heute in drei Unter-Ordnungen (Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha und Heteroptera) unterteilt. Dabei stehen die Sternorrhyncha in einem Schwestergruppenverhältnis zu den übrigen Hemiptera und Prosorrhyncha (Heteroptera + Peloridioidea) (CARVER et al. 1991; WOOTTON & BETTS 1986).

Die Monophylie der Auchenorrhyncha war lange Zeit umstritten und die Zikaden als paraphyletische Gruppe ausgewiesen. Jedoch scheinen neuere Untersuchungen zu zeigen, dass es sich bei den Auchenorrhyncha um eine monophyletische Abstammungslinie handelt (YOSHIZAWA & SAIGUSA 2001). Dabei könnten die Fulgoromorpha den Heteropteroidea (Coleorrhyncha + Heteroptera *sensu* SCHLEE 1969) als mögliches Adelphotaxon gegenüberstehen (WHEELER et al. 1993).

Die Fossilüberlieferung der Hemiptera reicht bis in das jüngste Paläozoikum (Perm) zurück. Besonders häufig sind sie aber erst tertiärzeitlichen Fundstellen vertreten (CARPENTER 1992).

Die Geäder-Terminologie folgt CARVER et al. (1991).

12.1 Auchenorrhyncha (Zikaden)

Die Monophylie der Auchenorrhyncha wurde in den letzten Jahren kontrovers diskutiert. Besonders molekulare Daten scheinen zu zeigen, dass es sich um eine paraphyletische Gruppe handelt (CAMPBELL et al. 1995; SORENSON et al. 1995). Neuere Untersuchungen, basierend auf der Struktur der Vorderflügelbasis, scheinen den molekularen Daten zu widersprechen und die Auchenorrhyncha als Monophylum auszuweisen (YOSHIZAWA & SAIGUSA 2001).

Die Monophylie der beiden Teilgruppen (Cicadomorpha + Fulgoromorpha) ist hingegen durch eine Reihe von abgeleiteten Merkmalen gut gesichert (CARVER et al. 1991).

Eine Zusammenfassung der bis Mitte der 60er Jahre fossil bekannten Auchenorrhyncha findet sich bei METCALF & WADE (1966).

12.1.1 Cicadomorpha

Mit mehr als 17000 Arten bilden die Angehörigen der Cicadomorpha eine große Gruppe, die überwiegend auf tropische Regionen beschränkt ist (STRÜMPPEL 1983). Als ein sicher synapomorphes Merkmal kann bei ihnen die umlaufende „Randader“ gelten, die sowohl auf dem Vorder-, als auch auf dem Hinterflügel ausgebildet ist (HENNIG 1981). Ferner ist bei den meisten Angehörigen die erste und zweite Clavalader nicht zu einer „Y-Ader“ verschmolzen.

Es lassen sich innerhalb der Cicadomorpha drei Großgruppen unterscheiden: Cicadoidea, Cercopoidea und Membracoidea (CARVER et al. 1991). Nach EVANS (1956) stammen die ältesten Cicadomorpha aus der Trias.

12.1.1.1 Cicadoidea (Singzikaden)

Angehörige der Cicadoidea sind heute mit ca. 1200 Arten nahezu weltweit verbreitet. Besonders artenreich sind sie aber in tropischen bis subtropischen Klimaten vertreten (CARVER et al. 1991).

Aus Eckfeld liegt bislang nur ein isoliertes Hinterflügelfragment vor, das aber mit einiger Sicherheit den Cicadoidea zugeordnet werden kann.

Tettigarctidae gen. et sp. indet.
(Abb. 18)

Untersuchtes Material: PE_1994/11, LS (isoliertes Hinterflügelfragment).

Beschreibung: Vom Hinterflügel ist nur das basale Drittel erhalten. Der Apex und der hintere Flügelrand sind weggebrochen. Die Peripheral-Membran ist in den erhaltenen Bereichen breit entwickelt. Die gesamte Flügelmembran ist dunkel gefärbt. Der Flügelumriss war vermutlich schief-oval, mit einem leicht nach hinten verschobenen Apex. Der Sc+RA- Stamm ist sehr kurz, d.h., dass RP sich ungefähr auf der Höhe des Ursprungs von M aus RA gabelt. RA und RP verlaufen danach ungefähr parallel. M ist zweifach dichotom aufgeteilt und endet vermutlich mit 3 Ästen im Apex. CuA teilt sich ungefähr in der Flügelmitte dichotom und endet mit zwei Ästen in den Hinterrand. Nahe der Flügelbasis läuft CuA in einem starken konvexen Bogen mit CuP zusammen. CuP verläuft gerade und nahezu parallel zu CuA und mündet distal der Flügelmitte in den Hinterrand mündend. 1A und 2A sind nur relikitär erhalten. Die Queradern, von denen nur eine erhalten ist, sind von gleicher Stärke wie die Hauptadern. Die erhaltene Querader verläuft schräg in Richtung des Apex und verbindet CuA mit dem M-Ast.

Bemerkungen: Der gesamte Flügelhabitus mit der deutlich entwickelten Peripheral-Membran, der nicht hyalinen Flügelmembran und dem sehr kurzen Sc+RA-Stamm kennzeichnen PE_1994/11, LS als Hinterflügel der Tettigarctidae (SHCHERBAKOV 1983).

Die Familie ist heute nur noch mit einer Gattung und drei Arten in Australien, Neuseeland und Tasmanien verbreitet (STRÜMPER 1983). Hierbei handelt es sich um eine relikthäre Gruppe, die sich vermutlich im Mesozoikum von den Cicadidae abgespalten hat.

Biologie: Die Imagines der Tettigarctidae sind vorwiegend nachtaktiv und verstecken sich tagsüber meist unter der Rinde von Bäumen. Die Jugendstadien (Nymphen) sind häufig an den Wurzeln von *Eucalyptus*-Arten zu finden (CARVER et al. 1991). Adulte Tettigarctidae kommen vor allem im Spätsommer bis in den frühen Herbst vor (CLARIDGE et al. 1999).

Paläobiologie: Im Gegensatz zu allen anderen Cicadoidea besitzen bei den Tettigarctidae beide Geschlechter ein Trommelorgan, das aber noch ursprünglich entwickelt und nicht mit einem Schallplattendeckel abgedeckt ist (CARVER et al. 1991). Somit sind sie nicht in der Lage, Lautsignale zur Partnersuche zu erzeugen. CLARIDGE et al. (1999) konnten aber bei *Tettigarcta crinita* DISTANT eine niedrigfrequente Vibrationskommunikation nachweisen. Da Angehörige der Tettigarctidae bereits seit dem Lias nachgewiesen sind (NEL et al. 1999a), scheint dieses Kommunikationsverhalten bei der Partnersuche innerhalb der Cicadoidea ursprünglich (plesiomorph) zu sein.

RUST (1999) konnte für Angehörige der Cicadidae aus dem Paleozän Dänemarks Reste des Trommelorgans nachweisen. Die Entwicklung dieses speziellen Organs und damit die Fähigkeit zur Lauterzeugung dürfte also bereits im späten Mesozoikum stattgefunden haben.

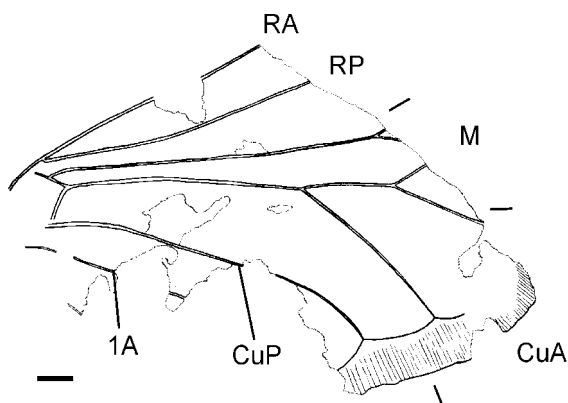


Abb. 18: Tettigarctidae gen. et sp. indet.; Hinterflügel-fragment (PE_1994/11, LS); M = 1 mm.

12.1.1.2 Cercopoidea (Schaumzikaden)

Die Gruppe der Cercopoidea ist heute in allen geographischen Regionen vertreten, besonders aber in den Tropen. Je nach Autor umfassen sie vier Familien oder Unter-Familien (Cercopidae, Aphrophoridae, Machaerotidae, Clastopteridae) (u.a. REMANE & WACHMANN 1993; STRÜMPER 1983). Hier zeigt sich, dass die Verwandtschaftsbeziehungen der heutigen Faunen noch ungenügend bekannt sind. Dies erschwert auch die Bearbeitung der fossilen Formen, da ohne genaue Kenntnis der tropischen Formenkreise eine systematische Zuordnung der Fossilien nicht möglich ist.

Fossil sind Angehörige der Cercopoidea seit der Ober-Kreide nachgewiesen (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). In tertiären Ablagerungen sind sie sehr arten- und formenreich überliefert. So gibt bereits SCUDDER (1890: 240-241) für das amerikanische Tertiär 10 Gattungen mit insgesamt 24 Arten an, die modernen Formen schon sehr ähnlich sind.

Cercopoidea gen. et sp. indet. 1

(Abb. 19, Taf. 3, Fig. c, d)

Untersuchtes Material: PE_2000/824, LS; PE_2000/825 a+b, LS; PE_2000/1983, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 8,77; Pronotumlänge / -breite 1,75 / 2,7; Mesonotumlänge / -breite 1,08 / 0,94; Flügelänge / -breite 6,21 / 2,43.

Beschreibung: Das Exemplar (PE_2000/824, LS) zeigt die Dorsalseite. Der Kopf und basale Bereiche der Vorderflügel sind nicht komplett erhalten. Das Pronotum ist vergrößert. Der Vorderrand des Pronotum ist konkav geschwungen, die Ecken sind leicht vorgezogen. Der Hinterrand ist hingegen w-förmig geformt. Der vordere Seitenrand des Pronotum ist etwas kürzer als der hintere. Das dreieckige Mesonotum ist ca. 1/3 kleiner als das Pronotum. Die Vorderflügel sind im Bereich des Apex derb, ansonsten sind sie hyalin. Von der Flügeladerung sind lediglich Bereiche der Media und des Cubitus (CuA) zu erkennen. Die Oberfläche ist komplett mit feinen, dichtstehenden Härchen besetzt. Apikal sind die Vorderflügel gerundet. Der Apexsaum scheint relativ breit zu sein und ist auffällig schwarz gefärbt. Die Hinterflügel sind nur relikthär erhalten bzw. werden von den Vorderflügeln verdeckt. Ihre Reste sind nur im Bereich der auseinanderklaffenden Vorderflügel zu erkennen.

Bemerkungen: Die Exemplare können nur mit einiger Unsicherheit einer der Teilgruppen der Cer-

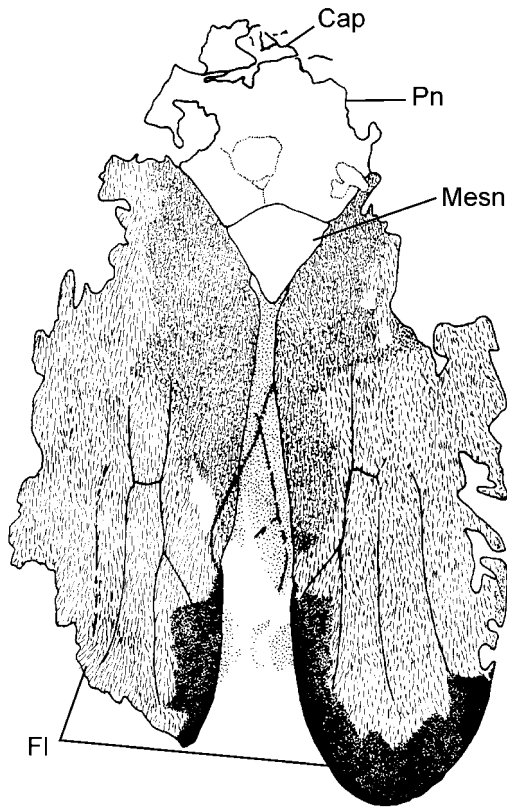


Abb. 19: Cercopoidea gen. et sp. indet. 1; vollständiges Exemplar (PE_2000/824, LS); M = 1 mm.

copoidea zugeordnet werden. Die Form des Pronotum, vor allem seines Hinterandes, spricht für eine Zugehörigkeit zu den Aphrophoridae oder Machaerotidae (mündl. Mitt. Dr. M. J. FLETCHER). Bei den Machaerotidae ist jedoch das Mesonotum meist mit einem nach hinten gerichteten Fortsatz versehen, und die Vorderflügel sind nicht so stark sklerotisiert (STRÜMPER 1983). Für eine Zugehörigkeit zu den Cercopidae spricht vor allem der Bau der Vorderflügel mit ihren gerundeten Apices. Bei dieser Gruppe ist aber der Pronotumhinterand meist nicht so stark gerundet (STRÜMPER 1983). Die Exemplare zeigen Merkmale, die eine Zugehörigkeit zu den Cercopidae oder **Aphrophoridae** sehr wahrscheinlich machen. Vom Gesamthabitus bestehen hier große Übereinstimmungen zu Angehörigen der Gattung *Philaenus* (u.a. Pronotumform, Vorderflügelform, Behaarung).

Cercopoidea gen. et sp. indet. 2
(Abb. 20, Taf. 3, Fig. e-g)

Untersuchtes Material: PE_2000/826, LS; PE_2000/827 a+b, LS; PE_2000/835, LS; PE_2000/1039 a+b, LS; PE_2000/1983, LS; PE_1993/284, LS; PE_1992/525 a+b, LS; PE_1992/585, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 9,18; Postclypeuslänge / -breite 1,62 / 1,35; Anteclypeuslänge / -breite 0,4 / 0,81; Rostrum 1,35; Vorderflügelänge / -breite 7,69 / 3,37; Hinterflügelänge 6,48; Femur 0,81; Tibia 1-3: 0,54 (unvollst.), 1,21, 2,02; Tarsus 1-3: 0,67, 0,54, 0,67.

Beschreibung: Die Beschreibung bezieht sich auf das am besten erhaltene Exemplar (PE_2000/826, LS). Bei den anderen Exemplaren handelt es sich im wesentlichen um isolierte Vorderflügel, die wenig verwertbare Merkmale zeigen.

Das Exemplar PE_2000/826, LS zeigt die Ventralseite. Beide Vorderflügel liegen im rechten Winkel vom Körper abgestreckt. Der rechte Hinterflügel ist teilweise erkennbar. Die Extremitäten sind alle leicht angewinkelt und unter dem Körper zusammengezogen erhalten.

Die Kopfunterseite ist sehr gut erhalten. Der **Postclypeus** ist länglich-oval im Umriss und reicht vermutlich weit nach oben. Er wird von einer zentralen Furche geteilt, von der 13 Rippen in nahezu rechtem Winkel zu den Außenkanten laufen. Dem Postclypeus schließt sich dann, getrennt durch die Clypealnaht, der **Anteclypeus** an. Dieser ist nicht so stark sklerotisiert, annähernd dreieckig im Umriss und zeigt horizontale Querrunzeln. Distal schließen sich dann das **Labrum** und das **Rostrum** an. Das Labrum ist nur andeutungsweise durch eine leicht eingedellte rinnenförmige Struktur zu erahnen. Das Rostrum scheint ungegliedert zu sein. Seitlich am Kopf liegen zwei halbrunde Komplexaugen. Strukturen der Genae und Mandibularplatten sind nicht erhalten.

Die Vorderflügel sind sehr derb entwickelt. Der apikale Teil trägt einen deutlich dunkel gefärbten Randsaum. Die Oberfläche ist besonders im basalen Bereich mit kleinen Gruben versehen. Die Aderung ist ebenfalls nur im basalen Flügelbereich zu erkennen. Die Clavalnaht trennt den Clavus deutlich vom Rest des Flügels ab. Der rechte Hinterflügel ist nur relikitär erhalten. Jedoch ist zu erkennen, dass der Radius sich distal gabelt und dadurch eine zusätzliche Zelle bildet.

Die beiden vorderen Extremitätenpaare sind nur in Resten erhalten und zeigen keine besonderen Merkmale. Das letzte Beinpaar ist nahezu komplett überliefert. Das **Femur** ist kurz und in der Mitte etwas verbreitert und trägt zwei Dornen. Distal ist die **Tibia** verbreitert und trägt einen Dornenkranz mit unterschiedlich stark chitinierten Fortsätzen. Im Gegensatz zu den vorderen und mittleren Tibien sind die Hintertibien stark verlängert. Der **Tarsus**

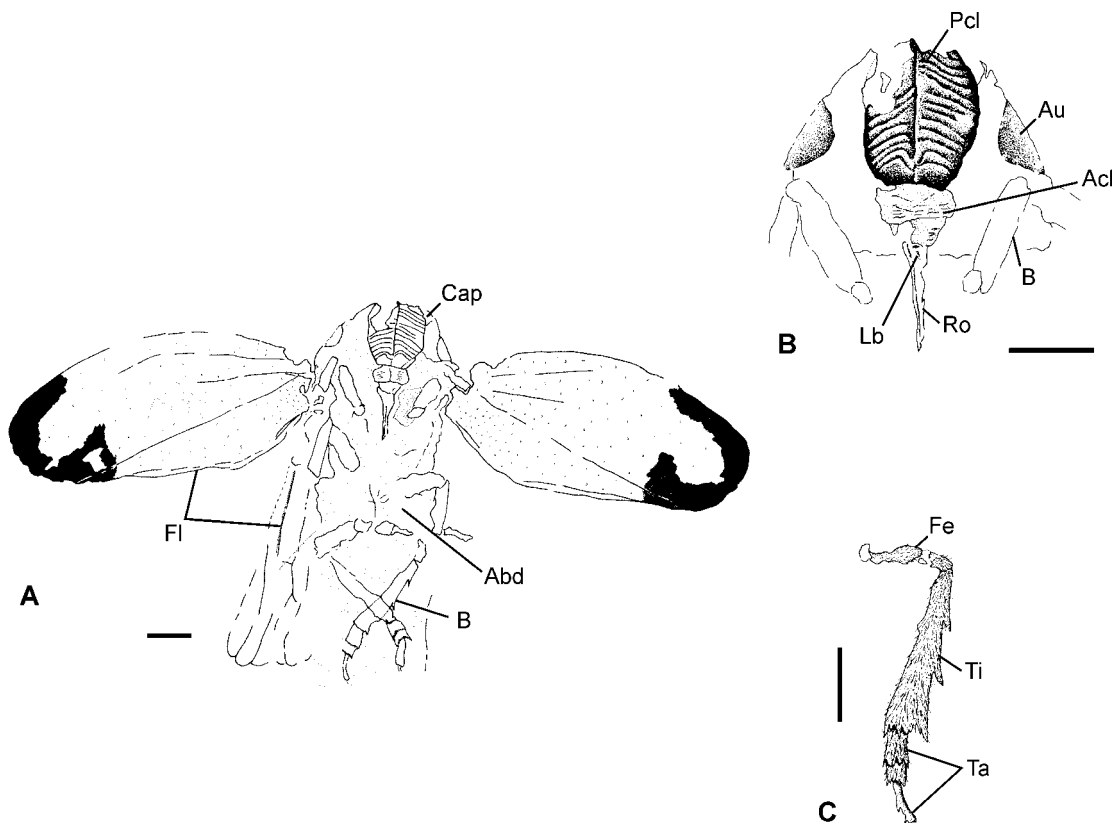


Abb. 20: Cercopoidea gen. et sp. indet. 2 (PE_2000/826, LS); A: vollständiges Exemplar; B: Ventralansicht des Kopfes, mit Detail des Postclypeus; C: Detail der hinteren Extremitäten; M = 1 mm.

ist dreigliedrig. Die ersten beiden Tarsalglieder tragen distal ebenfalls einen engständigen Dornenkranz.

Das **Abdomen** ist nicht erhalten bzw. die Strukturen der Hüften oder auch der Abdominal-Sternite waren nur schwach sklerotisiert. Lateral neben dem linken Tarsus, ungefähr auf Höhe der letzten Abdominal-Segmente, befindet sich eine längliche, etwas stärker sklerotisierte Struktur, bei der es sich vermutlich um den Ovipositor handelt.

Bemerkungen: Das vorliegende Exemplar ist vermutlich ein Weibchen. Aufgrund der Merkmale der Vorderflügel, der Lage des Postclypeus und der Modifikation der hinteren Extremitäten kann eine Zugehörigkeit zu den Cercopoidea als sicher gelten. Der nahe bis an den Vertex reichende Postclypeus ist in dieser Form vor allem bei Angehörigen der **Cercopidae** ausgebildet (STRÜMPPEL 1983).

Die engständigen Dornenkränze an den hinteren Tibien und Tarsalgliedern sind sichere Hinweise darauf, dass sich die Tiere auch springend fortbewegen konnten (REMANE & WACHMANN 1993; STRÜMPPEL 1983).

Cercopoidea gen. et sp. indet. 3
(Abb. 21)

Untersuchtes Material: PE_2000/828 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 10,53; Flügelänge 7,56; Femur 0,81 (unvollst.); Tibia 1,89.

Beschreibung: Das Exemplar liegt seitlich eingebettet im Tonstein. Bereiche des Kopfes, Pronotum und Abdomen sind nur in Resten erhalten. Die Flügel und Extremitäten sind teilweise gut erhalten. In dieser Lage scheint der Clypeus weit vorgewölbt zu sein. Strukturen im Bereich des Pronotum und Mesothorax sind nicht zu erkennen. Die Vorderflügel sind insgesamt braun bis dunkelbraun gefärbt. Besonders im apikalen Bereich scheinen sie etwas dunkler gemustert zu sein. Die Aderung ist nur schwach zu erkennen, die Clavalfurche ist aber deutlich ausgebildet. Der Sc+R+M-Stamm reicht etwa bis in die Flügelmitte, wo er sich dann in M und RA gabelt. CuA entspringt nahe der Flügelbasis aus der Clavalfurche. Die Beine sind dicht mit feinen Härchen besetzt. Femur und Tibia scheinen distal etwas verbreitert zu sein.

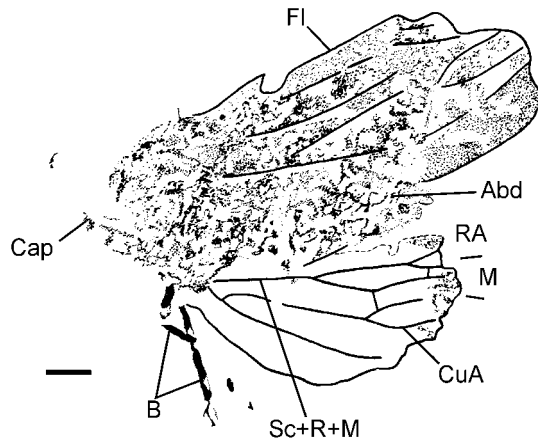


Abb. 21: Cercopoidea gen. et sp. indet. 3; nahezu vollständiges Exemplar (PE_2000/828 a+b, LS); M = 1 mm.

Bemerkungen: Der vermutlich kräftig entwickelte und vorgewölbte Clypeus und die Ausbildung der Flügeladerung machen eine Zugehörigkeit zu den Cercopoidea sehr wahrscheinlich. Eine genauere systematische Zuordnung kann aber nicht erfolgen.

12.1.1.3 Membracoidea (Zwerg- und Buckelzikaden)

Die systematische Stellung der Membracoidea war lange Zeit umstritten. Neuere phylogenetische Untersuchungen, die teilweise auch auf molekularen Daten beruhen, haben aber gezeigt, dass es sich bei ihnen um eine monophyletische Gruppe handelt (DEITZ & DIETRICH 1993; DIETRICH & DEITZ 1993; DIETRICH et al. 1997). Bei der häufiger gebrauchten Bezeichnung Cicadelloidea handelt es sich um ein jüngeres Synonym der Membracoidea (DEITZ & DIETRICH 1993).

Angehörige der Membracoidea sind heute weltweit verbreitet. Besonders artenreich sind sie in der Neotropis und Nearktis (STRÜMPER 1983).

Nach ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) geht die Fossilüberlieferung bis in die Unter-Kreide zurück (Cicadellidae). Die bislang ältesten Angehörigen der Membracidae sind aus dem Dominikanischen Bernstein bekannt (DIETRICH & VEGA 1995). Aus dem Eckfelder Maar liegen zwei isolierte Flügelfragmente vor.

Membracoidea gen. et sp. indet.
(Abb. 22, Taf. 4, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_2000/836, LS;
PE_1997/41, LS.

Maße (in mm): Flügellänge 5,26; Flügelbreite 2,29.

Beschreibung: Die Vorderflügel sind nahezu vollständig erhalten. Lediglich die Clavalbereiche sind nur in Resten vorhanden. Auffällig ist vor allem, dass die Adern mit Pyrit überzogen sind, die Flügelmembran jedoch nicht. Sie ist dunkel gefärbt. Farbflecken sind nur noch undeutlich (siehe Abb. 22). Die Peripheral-Membran ist sehr schmal und nur am Flügelvorderrand erhalten. Insgesamt hat der Flügel einen schief-ovalen Umriss, mit einem leicht konvex geschwungenem Vorderrand und einem geraden Hinterrand. Der Apex ist deutlich nach hinten verschoben. Der Sc+R+M-Stamm ist kräftig entwickelt und dichotom gegabelt. M geht ca. nach 1/3 der Flügellänge davon ab. ScP+Ra geht distal von M ab und endet im Vorderrand. RA, RP und M enden jeweils mit einem Ast hinter dem Apex in den Flügelhinterrand. CuA endet deutlich distal mit zwei Ästen der Flügelmitte ebenfalls in den Hinterrand. M, CuA und 1A verlaufen nahezu gerade, und die sie verbindenden Queradern sind fast so kräftig entwickelt wie die Hauptadern. Die Queradern konzentrieren sich alle auf das letzte Flügeldrittel und trennen vier Apikalzellen ab. Insgesamt sind drei Präapikalzellen entwickelt.

Bemerkungen: Da nur isolierte Flügel vorliegen, wird eine genauere systematische Bestimmung erschwert. Jedoch sind bei PE_1997/41, LS drei präapikale Flügelzellen entwickelt, was in dieser Form nur bei einer geringen Anzahl von Taxa innerhalb der **Cicadellidae** zu finden ist (mündl. Mitt. Dr. M. J. FLETCHER). Größte Übereinstimmung im Gesamthabitus haben die Eckfelder Exemplare mit Angehörigen der **Tartessinae**. Um hier eine weitere Zuordnung vornehmen zu können, wären allerdings Detailkenntnisse des Kopfes und des Pronotum wichtig. Vornehmlich ist diese Gruppe in Australien, Papua-Neuguinea und vereinzelt auch auf den Philippinen, Teilen Indiens und in Mikronesien ver-

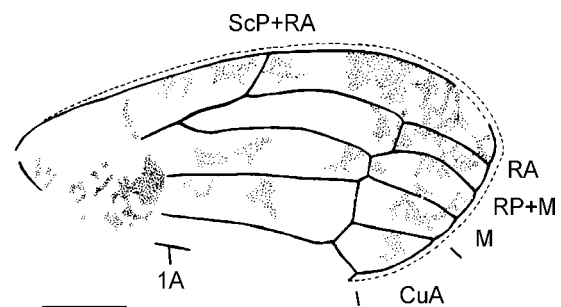


Abb. 22: Membracoidea gen. et sp. indet.; Vorderflügel (PE_1997/41, LS); M = 1mm.

breitet (EVANS 1981). Über ihre Biologie ist recht wenig bekannt.

12.1.2 Fulgoromorpha

Die Fulgoromorpha umfassen heute mehr als 10000 beschriebene Arten, die sich auf 20 Familien verteilen (CARVER et al. 1991; MUIR 1923, 1930). Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt in den Tropen, doch einige Arten haben sich auch an das Leben in Trocken- und Kältewüsten angepasst.

Die Monophylie der Fulgoromorpha ist sowohl durch morphologische (BOURGOIN 1993; BOURGOIN & DEISS 1994; DWORAKOWSKA 1988) als auch molekulare Befunde gut gesichert (u.a. BOURGOIN et al. 1997; CAMPBELL et al. 1995).

Eine ausführliche Beschreibung der Fulgoromorphen-Morphologie findet sich bei O'BRIEN & WILSON (1985) und CARVER et al. (1991). Zur Unterscheidung von den Cicadomorpha sind hier vor allem die nahe an die Körperseite verlagerte Basis der Mittelhüften, die Tegulae über dem Vorderflügel und die zu einer „Y-Ader“ verschmolzenen Clavaldern zu nennen. Nach WOOTTON & BETTS (1986) handelt es sich bei letzterem Merkmal womöglich um keine eindeutige Synapomorphie, da sie vermutlich konvergent auch bei Angehörigen der Cicadomorpha entstanden ist. Morphologische Details der Antennen (u.a. spezielle Sensillen auf dem 2. Fühlerglied), sind bei Fossilien aus limnischen Sedimenten kaum überlieferungsfähig und auch bei den Eckfelder Exemplaren nicht erhalten.

Die Fossilüberlieferung der Fulgoromorpha reicht bis in das Perm zurück, aus dem allerdings nur wenige Funde bekannt sind (CARPENTER 1992). Aus dem Alt-Tertiär liegen dagegen zahlreiche Funde vor. Hier sind vor allem das Eozän und Oligozän der USA (SCUDDER 1890) und der Baltischen Bernstein (LARSSON 1978) zu nennen.

12.1.2.1 Fulgoridae (Laternenträger)

Die heutigen Fulgoridae sind mit vermutlich weit über 670 Arten vor allem in den Tropen verbreitet (CARVER et al. 1991). Darunter befinden sich viele prachtvolle, bunte und auch bizarre Arten. Auffällig ist bei ihnen die Form des Kopfes, da oft Teile zu Fortsätzen von weit mehr als der Länge des übrigen Körpers vergrößert sein können (z.B. bei den Laternenträgern). In diese meist schnabelartigen, hohlen Fortsätze ziehen mit Luft gefüllte Darmdivertikel hinein, deren genaue Funktion noch unbekannt ist.

Die angeblich ältesten Fossilfunde werden aus dem frühen Mesozoikum Süd-Chinas gemeldet. Sie sollen nahe mit der Gattung *Fulgoridium* HANDLIRSCH verwandt sein (LIN 1986). Nach CARPENTER (1992)

hingegen reicht diese Gruppe nur bis in das Tertiär zurück. Besonders artenreich sind sie in den eozänen Ablagerungen der Rocky Mountains vertreten (COCKERELL & SANDHOUSE 1922).

Mehr als 80 % der Fulgoridae sind mit dicotyledonen Pflanzen assoziiert (WILSON et al. 1994).

Lycorma sp. indet.
(Taf. 4, Fig. b)

Untersuchtes Material: PE_2000/831 a+b, LS.

Maße (in mm): Flügellänge 19,57.

Beschreibung: Die Flügel sind im basalen Abschnitt transparent. Auffällig ist hier vor allem die Musterung, die aus Reihen von schwarzen Flecken besteht. Aufgrund der Überlagerung der beiden Vorderflügel ist die genaue Anzahl von Flügelflecken nicht zu bestimmen. Im proximalen Abschnitt könnte eine Reihe von drei schwarzen Flecken vorhanden sein. Der Costalbereich trägt eine Reihe von vier schwarzen, runden Flecken. Im distalen Flügelpart werden die Flecken unregelmäßiger und gehen allmählich in einen dunkel gefärbten Apikalsaum über. Das Costalfeld ist schmal, und Sc+RA endet mit zahlreichen, teilweise dichotom geteilten Adern in den Flügelvorderrand. RP und M sind distal in zahlreiche Teiläste aufgespalten, die aufgrund eines Pyritüberzuges gut zu erkennen sind.

Bemerkungen: *Lycorma* sp. indet. zeigt einige Übereinstimmungen mit *Lycorma elongata* RUST aus dem Paleozän Dänemarks. Das Eckfelder Exemplar ist etwas kleiner als *L. elongata* und trägt im Costalfeld vier schwarze Flecken, doch ist der Flügel im Hinblick auf seine Länge vergleichsweise relativ schmal. Dies unterscheidet die Exemplare aus Eckfeld und Dänemark von den rezenten Angehörigen dieser Gattung. Diese können Flügellängen von über 50 mm erreichen.

Rezent ist die Gattung nur noch mit wenigen Arten aus Japan, China und Indien nachgewiesen (LALLEMAND 1963). Bei *Lycorma* sp. indet. handelt es sich um den zweiten Fossilnachweis der Gattung. Aufgrund der nicht besonders guten Erhaltung, wird im Rahmen dieser Arbeit auf die Errichtung einer neuen Art verzichtet.

Fulgoridae gen. et sp. indet.
(Abb. 23, Taf. 4, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_1997/39 a+b, LS; PE_1997/47 a+b, LS.

Maße (in mm): Flügellänge 28,35; Flügelbreite 12,55; Kopflänge 10,8.

Beschreibung: Reste des Körpers sind nur undeutlich erhalten, da sie stark mit Pyrit überzogen sind. Das Pronotum ist nur schwach erhalten. Der Kopf ist deutlich röhrenförmig nach vorn verlängert. Die Flügel sind länglich-oval im Umriss. Der Flügelvorderrand ist leicht konvex gebogen. Der Hinterrand hingegen verläuft annähernd gerade. Der Apex ist schmal und gerundet. Sc+RA bestehen distal der Flügelmitte aus mehreren Adern, die in den Vorderrand laufen. RP ist ebenfalls in zahlreiche Teiläste aufgespalten. Die Aufspaltung von M liegt sehr nahe an der Flügelbasis. M spaltet sich mehrmals dichotom auf und verzweigt sich dabei in immer mehr Teiläste, die dann nahezu parallel distal des Apex in den Hinterrand einmünden. CuA verläuft im ersten Flügeldrittel parallel zu CuP und M, spaltet sich dann aber etwas basal der Flügelmitte dichotom auf, und der obere Ast endet mit mehreren

Teilästen in den Hinterrand. CuP verläuft über die gesamte Strecke gerade und liegt nahe der Clavusnaht. Pcu und A1 fusionieren nahe dem Rand des Clavus. Zusammen münden sie dann erst kurz vor der Clavusspitze in A2.

Bemerkungen: Ein sicheres Kennzeichen für die Zugehörigkeit der beiden Exemplare zu den Fulgoridae, ist die Erhaltung des röhrenförmig verlängerten Kopfes (PE_1997/47 a+b, LS) und das komplexe (dichte) Flügelgeäder. Innerhalb der rezenten Fulgoridae finden sich vergleichbare Formen vor allem bei den Laternariinae (z.B. *Laternaria*, vgl. STRÜMPER 1983: Abb. 16).

12.1.2.2 Ricaniidae

Ricaniiden sind heute mit ca. 380 Arten vornehmlich in den tropischen Gebieten der Erde vertreten (CARVER et al. 1991). Ihre größte Diversität erreichen sie in der Äthiopis und der Orientalis, wo sie mit ca. 286 Arten vertreten sind (O'BRIEN & WIL-

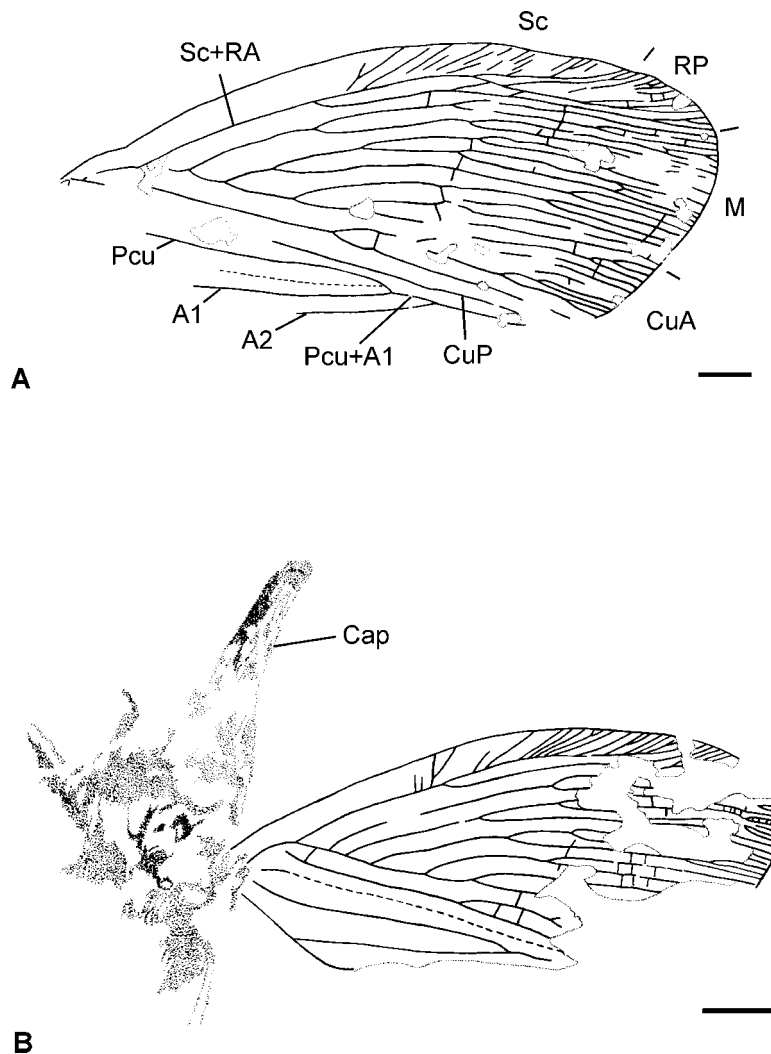


Abb. 23: Fulgoridae gen. et sp. indet.; A: Vorderflügel (PE_1997/39 a+b, LS); B: schemenhafte Reste des stark verlängerten Kopfes, mit Vorderflügelfragment (PE_1997/47 a+b, LS); M = 4 mm.

SON 1985: Tab. 4.1).

Besonders mit den Nogodiinae und Flatidae sind sie leicht zu verwechseln, da bei diesen Gruppen das Präcostalfeld zahlreiche Queradern trägt (O'BRIEN & WILSON 1985). Eine sichere Zuordnung kann bei rezenten Tieren bislang nur über die Genitalien oder die Beborstung der hinteren Tarsomere erfolgen. Dies macht die Bestimmung von Fossilien aus dieser Gruppe sehr schwierig, da oftmals nur Flügel oder Flügelfragmente überliefert sind.

Während paläozoische Formen der Ricaniidae wohl noch nicht vorkommen, scheint ihr Nachweis ab der oberen Trias gut begründet (CARPENTER 1992). Artenreicher sind sie hingegen in vielen tertiärzeitlichen Fundstellen. Hier sind besonders das Paleozän von Dakota und Dänemark zu nennen (u.a. FENNAH 1968; RUST 1999). Aus dem Eozän liegen bislang nur wenige Funde vor, die sich vor allem auf die USA (u.a. SCUDDER 1890; COCKERELL 1920) und das Geiseltal (HAUPT 1956) beschränken.

Ricaniidae gen. et sp. indet. 1

(Abb. 24, Taf. 4, Fig. d)

Untersuchtes Material: PE_2000/832, LS; PE_2000/833 a+b, LS; PE_1994/190, LS; PE_1993/218 a+b, LS.

Maße (in mm): Flügellänge 7,83; Flügelbreite 5,13.

Beschreibung: Der Flügelumriss ist subtriangular, wobei der Hinterrand relativ kurz nach Ende des Clavus in den Apex umbiegt. Der Flügelvorderrand ist nahe der Basis stärker konvex gebogen als im distalen Bereich. Der Apex ist langgezogen. Der Hinterand ist nicht erhalten, da der Clavus entlang der Clavusfurche disartikulierte ist. Die Membran der Flügel ist dunkelbraun gefärbt, die Adern sind stellenweise mit Pyrit überzogen. Das Präcostalfeld ist breit und endet distal der Flügelmitte. Es trägt 29 gerade, ungegabelte Adern, die in den Vorderrand laufen. Das Costalfeld ist halb so breit wie das Präcostalfeld und verjüngt sich zur Flügelmitte hin. Die Queradern scheinen mit denen im Präcostalfeld kongruent zu sein. ScP endet mit vier Ästen in den Vorderrand. Die basalen Flügelbereiche sind bei keinem der Fossilien gut erhalten, so dass keine Aussagen zur Aufgabelung und Entstehung von RA, RP und M möglich sind. Distal teilen RA und RP mehrmals dichotom und enden jeweils mit mehreren Teilästen in den Vorderrand oder Apex. Die Aufspaltung von M scheint ungefähr auf der Höhe der ersten dichotomen Gabelung von RA und RP zu

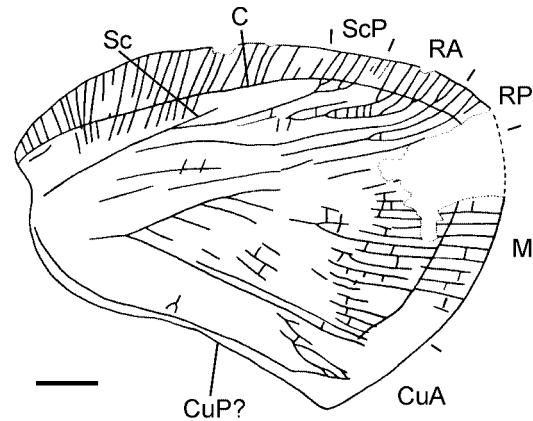


Abb. 24: Ricaniidae gen. et sp. indet. 1; Vorderflügel (PE_2000/832, LS); M = 1 mm.

liegen. M endet mit über zehn Ästen in den Flügelapex. Die basale Aufspaltung von CuA liegt vermutlich etwas distaler als die Aufspaltung von M. Die Subapikallinie ist sehr kräftig ausgebildet, folgt dem Verlauf des Apex und endet kurz vor der Clavalfurche. Diese ist kräftig ausgebildet. Der Clavus ist bei allen Exemplaren disartikulierte, so dass der Verlauf der Analadern nicht mehr zu rekonstruieren ist.

Bemerkungen: Ob es sich bei den Funden um Angehörige der Ricaniidae handelt, lässt sich nicht eindeutig klären. Flügel mit einem dreieckigen Umriss finden sich auch bei anderen Angehörigen der Fulgoromorpha (z.B. Flatidae, Nogodinidae) (vgl. u.a. MELICHAR 1923: Taf. 1, 2). Nach STRÜMPPEL (1983) findet sich bei den Flatidae eine deutliche Granulation im basalen Drittel des Clavus. Da dieser bei den untersuchten Exemplaren nicht überliefert ist, kann eine Zugehörigkeit zu den Flatidae nicht ausgeschlossen werden. Bei den Ricaniidae ist diese Granulation nicht ausgebildet. Eine Übereinstimmung in der Flügelform und dem Verlauf der Subapikallinie besteht vor allem zu Angehörigen der Gattungen *Pochazia*, *Ricania* und *Scolypopa*, *Anormenis* (vgl. Abbildungen bei DWORAKOWSKA 1988; MELICHAR 1923; STRÜMPPEL 1983).

Ricaniidae gen. et sp. indet. 2

Untersuchtes Material: PE_2000/829 a+b, LS; PE_2000/830, LS.

Maße (in mm): Flügellänge 9,45; Flügelbreite 3,64.

Beschreibung: In beiden Fällen handelt es sich

um isolierte Vorderflügel. Die Flügel sind dunkel gefärbt. Ihr Umriss ist annähernd rechteckig, und der Flügelvorder- und -hinterrand verlaufen nahezu parallel. Der Apex ist leicht gerundet. Das Präcostalfeld trägt zahlreiche Queradern, die in den Flügelvorderrand laufen. Sc+R teilt sich nach ca. 1/4 der Flügellänge und endet mit zahlreichen Teilästen im Apex. Sc+RA mündet mit fünf Teilästen in den Vorderrand. M geht mit einer eigenständigen Wurzel aus der Basalzelle hervor. Ihre Aufspaltung liegt etwas distal der von Sc+R. M zweigt sich distal weiter auf und mündet apikal mit mehreren Teilästen in den Apex. Die basale Aufspaltung von CuA erfolgt etwas nach der von M. Die Queradern der Subapikallinie sind deutlich ausgebildet und folgen ungefähr der Begrenzung des Flügelapex. Die Clavalfurche ist stark ausgeprägt. Pcu und A1 fusionieren nahe dem Ende des Clavus. Zusammen münden sie dann erst kurz vor der Clavusspitze in den Flügelhinterrand.

Bemerkungen: Eine Zugehörigkeit zu den Fulgoromorpha ist vor allem durch die zu einer „Y-Ader“ verschmolzenen Clavaladern gesichert. Die sehr früh aufspaltenden Längsaderstämme, die distal in zahlreiche Teiläste aufgespaltenen RP und M und die ungefähr am Ende des Clavus verschmolzenen Clavaladern sprechen für eine Zugehörigkeit zu den Ricaniidae. Auffällig ist auch, dass der Hinterrand relativ kurz nach Ende des Clavus in den Apex umbiegt, was nach SHCHERBAKOV (1982: 69) ein Merkmal der Ricaniidae sein soll. Eine weitere systematische Zuordnung ist wegen fehlender Merkmale nicht möglich. Jedoch gibt es innerhalb der Ricaniidae nur wenige so kleinwüchsige Formen (MELICHAR 1898).

12.2 Heteroptera (Wanzen)

Angehörige der Heteroptera gehören an vielen Fossilfundstellen, neben den Coleoptera und Hymenoptera, mit zu den häufigeren Insektenfunden (u.a. LUTZ 1990, RUST 1999, SCUDDER 1890). Auch im Eckfelder Maar sind sie mit 108 Exemplaren vertreten, wovon 29% der Teilgruppe der Cydnidae zugeordnet werden können.

Obwohl das Erscheinungsbild der Heteroptera sehr variabel ausgestaltet ist, ist ihre Monophylie doch durch eine ganze Reihe von apomorphen Merkmalen gesichert (u.a. ANDERSEN 1998; HENNIG 1981; SCHUH & SLATER 1995). Die wichtigste morphologische Eigenheit der Heteroptera sind die stechend-saugenden Mundwerkzeuge. Der Stechrüssel erlaubt den Wanzen ausschließlich die Aufnahme von flüssiger Nahrung. Eine weitere morphologische

Besonderheit ist die Ausbildung der Vorderflügel (= Hemelytren). Die Flügeldecken sind häufig nur im basalen Teil stärker sklerotisiert. Im proximalen Abschnitt sind sie schwächer sklerotisiert. Ein weiteres Merkmal ist das Vorhandensein von Duft- und Stinkdrüsen, die überwiegend als Wehrdrüsen zur Verteidigung genutzt werden. Insgesamt umfasst die Heteropteren-Fauna weltweit mehr als 40000 Arten, wovon die Mehrzahl zu den landbewohnenden Arten (Geocorisae) und nur ein geringerer Anteil zu den wasserlebenden Arten (Hydrocorisae) zählt (SCHUH & SLATER 1995).

Die Fossilüberlieferung der Heteroptera reicht bis in die Trias zurück (EVANS 1956; RIEK 1976). Bereits im Mesozoikum sind nahezu alle Teilgruppen der Heteroptera vertreten.

12.2.1 Gerromorpha (Wasserläufer)

Die Teilgruppen der Gerromorpha sind im Eckfelder Maar selten. Insgesamt liegen bislang 13 Funde vor, die ausnahmslos den Gerridae zugeordnet werden können (WAPPLER & ANDERSEN submitt.). Bisher sind fossil 38 Arten aus sechs Familien bekannt (ANDERSEN & GRIMALDI 2001), die insgesamt ein Zeitintervall von rund 120 Millionen Jahren umspannen (ANDERSEN 1998; ANDERSEN & GRIMALDI 2001; NEL & POPOV 2000). Die meisten Funde stammen jedoch aus dem Paläogen. Hier sind insbesondere die Funde aus der Fur- und Ølst-Formation und dem Baltischen und Dominikanischen Bernstein zu nennen. Allein aus den Ablagerungen der Fur- und Ølst-Formation sind sieben Arten aus drei Familien (Gerridae, Hydrometridae, Macroveliidae) beschrieben worden (ANDERSEN 1998). Damit nimmt die alttertiäre dänische Fauna weltweit eine herausragende Stellung ein. Aber auch die etwas jüngeren Funde aus dem Eckfelder Maar liefern wichtige Details zur Vervollständigung paläobiologischer und biogeographischer Fragestellungen, vor allem, da es sich fast ausnahmslos um Taxa handelt, die bislang nur aus fossilisierten Baumharzen bekannt waren.

Insgesamt umfasst die Gerromorpha-Fauna heute nahezu 1800 Arten in acht Familien, die weltweit verbreitet sind (ANDERSEN 1982; ANDERSEN & GRIMALDI 2001). Ihre größte Diversität haben sie in den Tropen, Zentral-Afrika und im indomalayischen Raum. Etwa 10 % der Arten lebt heute in rein marinen Habitaten (z.B. *Halobates* sp.).

12.2.1.1 Gerridae

Derzeit umfassen die Gerridae neun Unter-Familien (ANDERSEN 1982), von denen bislang eine nur durch Fossilien bekannt ist (ANDERSEN & POINAR

1992; ANDERSEN 1998).

Aus dem Eckfelder Maar liegen derzeit elf Funde vor. Der allgemeine Habitus und speziell der verlängerte Mesothorax, die relativ kurzen Vorderbeine und die stark verlängerten mittleren und hinteren Extremitäten, machen eine Zugehörigkeit der vorliegenden Exemplare zu den **Gerridae** sehr wahrscheinlich und grenzt sie gegenüber den anderen Familien der Gerromorpha ab. Eine weitere taxonomische Eingrenzung, die die Erhaltung der Kopf-Beborstung, eine mögliche Ausbildung eines prätoralen Arolium und die Struktur der metathorakalen Duftdrüse voraussetzt (MATSUDA 1960; ANDERSEN 1982), sind bei den Eckfelder Exemplaren nicht erhalten. Bei zwei Exemplaren handelt es sich vermutlich um Nymphalstadien der Gattung *Gerris* FABRICIUS.

Die älteste Fossilnachweise der Gerrinae stammen bislang aus dem Paläogen Dänemarks (ANDERSEN 1998).

Gerris sp. indet. (Nymphe)

(Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha: Gerridae)
(Taf. 4, Fig. e)

Untersuchtes Material: PE_2000/2, LS, PE_1993/216, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 3,43; Gesamtbreite 1,38; Antennenglieder 1-4: 0,75, 0,48, 0,58, 0,5 (unvollständig); Femur 1-3: 1,08, 2,4-2,48, 2,38-2,68; Tibia 1-3: 0,90, 2,58-2,98, 1,78 (unvollständig); Tarsus 1-2: 0,33, 1,43.

Beschreibung: Die Fossilien zeigen die Ventralseite. Das am besten erhaltene Exemplar (PE_2000/2, LS) ist nahezu vollständig überliefert.

Der Körper ist kompakt gebaut und lässt nur wenige Merkmale erkennen. Da die Ventralseite sichtbar ist werden die meisten Details des Kopfes durch die nach vorne gestreckten Vorderbeine verdeckt. Seitlich des linken Femur sind Reste des zweiten und dritten Antennengliedes zu erkennen. Das Pronotum ist ungefähr doppelt so lang wie breit und an den Ecken jeweils ein wenig gerundet. Im oberen Drittel des Mesonotum sind zwei dicht beieinanderliegende, länglich-ovale Strukturen sichtbar, die sich vermutlich von der Dorsalseite des Tieres durchprägen. Hierbei handelt es sich wahrscheinlich um die etwas stärker sklerotisierten Flügelscheiden der Nymphe. Am Abdomen sind sechs Abdominalsegmente erkennbar. Ungefähr auf Höhe des 2-3 Abdominalsegmentes liegen die Ansatzstellen der beiden hinteren Extremitätenpaare. Die Länge der einzelnen

Extremitätensegmente unterscheiden sich nur geringfügig voneinander. So sind die hinteren Femora etwas dünner als die Femora der beiden vorderen Extremitätenpaare.

Bemerkungen: Bei beiden Exemplaren handelt es sich mit einiger Sicherheit um Jugendstadien eines Angehörigen der Gattung *Gerris* (mündl. Mitt. Prof. Dr. N. M. ANDERSEN). Dafür sprechen vor allem folgenden Merkmale: (1) Das Pronotum ist kürzer als der Kopf, (2) Flügelfragmente bzw. Flügelsätze sind nicht erkennbar, (3) Das erste Antennensegment ist deutlich kürzer als drittes und viertes Segment zusammen, (4) Viertes Antennensegment länger als erstes (PE_1993/216, LS) und (5) Femur 2 geringfügig länger als Femur 3. Aufgrund der Größe könnte es sich hierbei um das vierte oder fünfte Jugendstadium handeln. Für das ausgewachsene Tier könnte man dann eine Körperlänge von ca. 10 mm annehmen. Damit scheint eine Zuordnung der Funde zur Gattung *Electrogerris* ausgeschlossen, da sie die Größe der adulten Tiere dieser Gattung weit überschreiten. Vergleichbare Funden liegen bislang nur aus dem Baltischen Bernstein vor (ANDERSEN 1998, 2000). Bei diesen Funden handelt es sich um das dritte und vierte Jugendstadium, für die ANDERSEN (1998: 34) eine Zugehörigkeit zu *Gerris* (*Gerriselloides*) *asper* (FIEBER) oder *Gerris* (*Gerriselloides*) *lateralis* SCHUMMEL für sehr wahrscheinlich hält. Innerhalb dieser Gruppe kommen sowohl flügellose als auch geflügelte Formen vor. Die Eckfelder Exemplare zeigen beide auf dem Mesonotum Strukturen, die man als Flügelscheiden deuten kann.

Biologie und Ökologie: Alle Angehörigen der Gerromorpha halten sich vorwiegend in feuchter Vegetation auf und leben semiaquatisch. Dabei reichen die bevorzugten Habitate der einzelnen Gruppen von feucht-terrestrisch bis hin zu marin (ANDERSEN 1982). Die meisten aber leben auf der Wasseroberfläche stehender oder fließender Süßgewässer und in Kleinstgewässern. Als Anpassung an diese aquatische Lebensweise ist die gesamte Körperoberfläche bei den Gerromorpha mit Mikrotrichien besetzt. Im Falle der Angehörigen der Gerridae ist eine deutliche Segregation in unterschiedliche Habitate zu beobachten (ANDERSEN 1982). Da es sich bei Eckfeld um ein limnisches Habitat gehandelt hat, ist auch hier von einer möglichen Segregation in einzelne Lebensräume auszugehen.

Wie Angehörige der Hydrometridae bevorzugen auch die Jugendstadien der Gerridae häufig Bereiche die, nahe am Ufer liegen oder zumindest mit

Wasserpflanzen bedeckt sind. Gelegentlich verlassen sie dann das "feste" Substrat, um auch auf der offenen Wasseroberfläche zu jagen (ANDERSEN 1998). Die freie Wasseroberfläche wird bevorzugt von den größeren Gerridae bewohnt, wo sie mit schnellen Ruderbewegungen Jagd auf andere Insekten machen. Hauptkomponente des Bewegungsapparates sind dabei die verlängerten Mittelbeine. Bei PE_2000/2, LS sind diese nur geringfügig verlängert, was aber auch auf die schlechte Erhaltung des Fossils zurückzuführen ist. Die vorderen Extremitäten werden lediglich zum Ergreifen der Beute genutzt (ANDERSEN 1982).

Lutetiabates eckfeldensis WAPPLER & ANDERSEN n. sp.

(Abb. 25, Taf. 4, Fig. f-h)

Untersuchtes Material: PE_2000/1, LS; PE_2000/542 a+b, LS; PE_2000/543, LS; PE_2000/823, LS; PE_1992/454, LS; PE_1992/472, LS; PE_1992/589, LS; PE_1990/381, LS; PE_1990/472, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 3,1-4,4; Gesamtbreite 1,7-2,1; Kopflänge 0,4; Antennenlänge gesamt 2,74; Antennenglied 1: 0,85-1; 2-4: 0,6-0,7; Rostrum (Labiumsegmente 3+4) 1,13; Mesonotum 0,85; Metanotum 0,19; Femur 1-3: 1,21-1,43, 2,97-3,64, 3,18-3,5; Tibia 1-3: 0,88-1,2, 3,3-3,57, 1,78-2,09; Tarsus 1-2: 0,55, 1; Abdomen 1,82; Mediotergite 1-7: 0,18-0,25; Abdominalsegment 8 0,27.

Beschreibung (basierend auf allen Exemplaren): Die Fossilien sind größtenteils dorsoventral eingebettet. Lediglich zwei Exemplare liegen in lateraler Lage vor, so dass hier auch Strukturen des Rostrum sichtbar sind. Es handelt sich ungeflügelte, kleine bis mittelgroße Angehörige der Gerridae (Wasserrläufer). Der Körper ist länglich-oval. Die Körperfärbung ist schwarz bis dunkelbraun. Der Kopf ist nur relikitär überliefert. Er scheint länglich-oval gewesen zu sein. Die größte Breite hatte er vermutlich im Bereich der großen und rundlich ausgebildeten Komplexaugen, die sehr weit hinten, nahe des Prothorax, liegen. Die Antennen sind sehr lang. Das erste Segment ist ca. doppelt so lang wie der

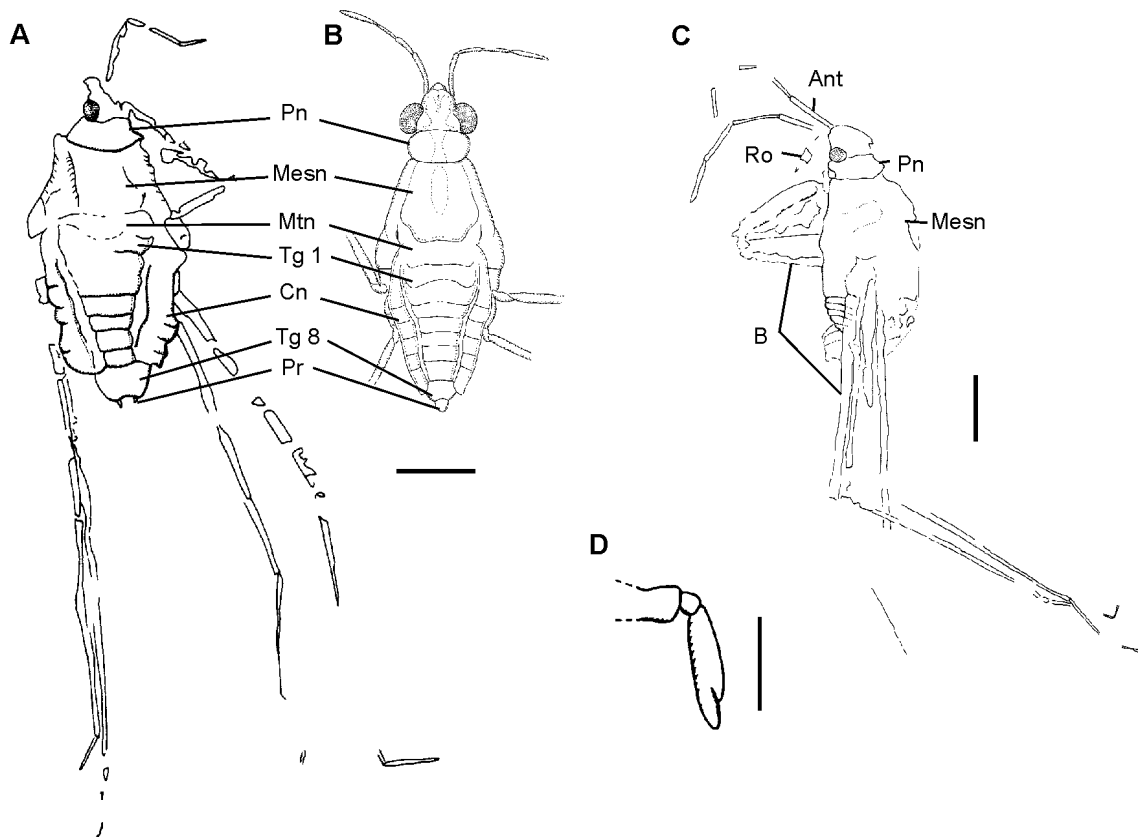


Abb. 25: *Lutetiabates eckfeldensis* WAPPLER & ANDERSEN n. sp.; A: vollständiges Exemplar aus dem Eckfelder Maar (PE_1990/472, LS); B: *Electrogerris kotashevichi* ANDERSEN 2000, Dorsalansicht eines flügellosen, weiblichen Exemplares aus dem Baltischen Bernstein (aus ANDERSEN 2000: Fig. 1); C: nahezu vollständiges Exemplar in Lateralansicht (PE_2000/542 a+b, LS); M = 1 mm; D: Detail des zweigliedrigen Tarsus (PE_1992/454, LS); M = 0,3 mm.

Kopf. Die drei nachfolgenden Segmente sind ungefähr gleich lang. Das Rostrum ist schlank und nur geringfügig verlängert. Die letzten beiden Labium-Segmente reichen bis zum Vorderrand des Mesonotum. Das Pronotum ist kurz und seitlich stark gerundet. Das Mesonotum ist ca. 2,3x so lang wie das Pronotum. Seine Umrisse sind sehr undeutlich erhalten. Es scheint sich aber apikal etwas zu verbreitern. Vom Metanotum und dem Übergang zum ersten abdominalen Tergum (t1) ist nur eine leicht geschwungene Struktur überliefert. Die Vorderbeine sind kurz und kräftig, wobei die Tibia distal keinerlei Fortsätze zeigt. Bei PE_2000/542 a+b, LS sind die Tarsalglieder der Vorderbeine sehr gut erhalten (siehe Abb. 25D). Das erste Tarsalglied ist sehr kurz (0,1 mm). Das nachfolgende Segment ist deutlich verlängert (0,45 mm) und zeigt präapikal eine deutliche Spalte. Die Klauen sind nicht erhalten. Die Mittel- und Hinterbeine sind lang und dünn, wobei die Hinterbeine etwas kürzer sind als die mittleren Extremitäten. Das Abdomen ist kurz und relativ breit, was möglicherweise auf diagenetische Prozesse zurückzuführen ist. Es ist etwa halb so lang wie das komplett erhaltene Exemplar. Die abdominalen Tergite (t1-t7) sind alle ungefähr gleich lang. Sie verjüngen sich apikal deutlich, so dass das letzte Tergum nur noch 0,4x so breit wie die ersten ist. Die Laterotergite (connexiva) sind breit. Tergum 8 (erstes Genital-Segment) steht deutlich hervor und wird nur noch im oberen Drittel randlich von den Laterotergiten bedeckt. Der Proctiger ist nur in Form zweier "Styli" erhalten.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare zeigen aufgrund ihres stark sklerotisierten Körpers und des kurzen Abdomen, gewisse Übereinstimmungen mit Angehörigen der Charmatometrinae, Eotrechinae, Gerrinae (partim), Halobatinae, Trepobatinae und den †Electrobatinae (WAPPLER & ANDERSEN submitt.). Besonders mit Angehörigen der Gattungen *Electrogerris* ANDERSEN und *Electrobates* ANDERSEN & POINAR, die bislang nur aus dem Baltischen Bernstein bzw. Dominikanischen Bernstein bekannt sind (ANDERSEN 2000, 2001; ANDERSEN & POINAR 1992), ergeben sich große habituelle Übereinstimmungen. Dennoch ist es derzeit nicht möglich, die Eckfelder Exemplare einer dieser Gattungen oder einer der bestehenden Unter-Familien der Gerridae zuzuordnen, da wichtige Merkmale, die eine taxonomische Eingrenzung auf Unterfamilien-Niveau zuließen, wie z.B. die Ausbildung eines prätersalen Arolium oder das Vorhandensein einer metathorakalen Duftdrüse (MATSUDA 1960; ANDERSEN 1982), bei den Eckfelder Exemplaren und

den meisten Fossilien erhaltungsbedingt, nicht erkennbar sind.

12.2.2 Aradidae (Rindenwanzen)

Die Aradidae umfassen derzeit ca. 1800 Arten in acht Unter-Familien. Rund die Hälfte aller bekannten Arten lebt heute in der Orientalis und im pazifischen Raum. Drei Unter-Familien (Isoderminae, Prosympiestinae, Chinamyersiinae) kommen sogar nur endemisch im australo-malayischen Raum vor (SCHUH & SLATER 1995).

Mit ihrer abgeflachten Körperform sind sie an ein Leben unter der Rinde von Laub- und Nadelhölzern optimal angepasst. Hier ernähren sie sich mykophag (SCHUH & SLATER 1995).

Nach ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) stammen die ältesten Fossilbelege der Aradidae mit *Aradus nicholasi* POPOV, aus der Unter-Kreide der Mongolei. Erstaunlicherweise sind aus dem Baltischen Bernstein bislang nur sieben Arten bekannt, obwohl der „Bernsteinwald“ eigentlich ein idealer Lebensraum gewesen sein müsste (HEISS 1998). Aus dem Dominikanischen Bernstein sind bislang nur wenige Exemplare bekannt (POINAR 1992).

Aradidae gen. et sp. indet.
(Abb. 26, Taf. 5, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_2000/1048, LS; PE_2000/1049 a+b, LS; PE_2000/1050, LS; PE_2000/1064, LS; PE_1992/270 a+b, LS; PE_1992/272, LS; PE_1990/4, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 5,53; Abdomenbreite 2,56; Tergite 1-5: 0,54, 0,67, 0,67, 0,67, 0,54; Connexivum 0,4; Scutellumlänge / -breite 0,87 / 1,08; Antennenglieder 1-2: 0,31, 0,44.

Beschreibung: Die Tiere zeigen die Dorsalseite. Der Kopf ist im Vergleich zum restlichen Körper sehr klein. Es sind etwa in der Mitte des Kopfes kleine bis mittelgroße Augenhöhlen zu erkennen. Die Antennen sind bei keinem Tier vollständig erhalten. Der Scapus ist kurz und relativ breit. Das zweite Antennenglied ist schlank und deutlich länger als das erste (PE_2000/1048, LS). Das Pronotum ist groß und schildförmig. Die Seitenränder sind cranial leicht gerundet und etwas vorgezogen. Das Scutellum hat einen geraden Vorderrand und läuft nach hinten in eine stumpfe Spitze aus. Das Abdomen ist länglich-oval und wird von einem deutlich zu erkennenden Connexivum umsäumt (PE_1990/4, LS). Die Laterotergite und die eigentlichen Tergite sind

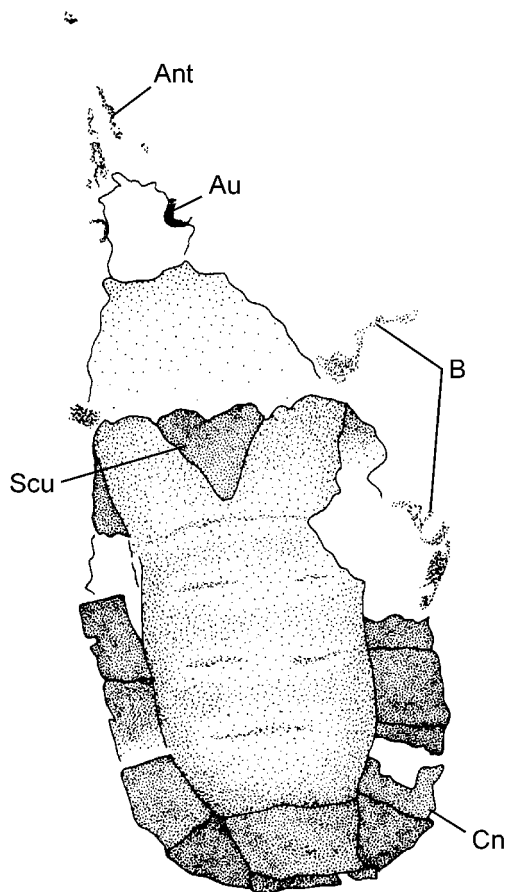


Abb. 26: Aradidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar (PE_1990/4, LS); M = 1 mm.

einheitlich dunkelbraun bis schwarz. Die Tergite sind annähernd gleich breit, und die Segmentgrenzen sind im Bereich der eigentlichen Hemielytren nicht gut zu erkennen. Die Oberfläche ist mit kleinen Grübchen besetzt. Nur an wenigen Exemplaren sind Beine überliefert (u.a. PE_2000/1048, LS). Die Femora sind kurz und verdickt. Die Tibiae sind etwas länger und schlanker gebaut.

Bemerkungen: In allen Fällen handelt es sich um ungeflügelte Tiere, die vermutlich der selben Art angehören, da sie habituell gut übereinstimmen. Wenn man nicht psotulieren will, dass bei allen Exemplaren die Flügel noch vor der Einbettung durch Fäulnis abgelöst wurden, dürfte dieser Befund auf ein primär flügelloses Taxon hindeuten. Vor allem in tropischen Gebieten sind flügellose Formen sehr weit verbreitet (SCHUH & SLATER 1995).

12.2.3 Lygaeidae (Bodenwanzen)

Die Lygaeidae sind neben den Pentatomidae eine der größten Teilgruppen innerhalb der Heteroptera. Derzeit umfassen sie weit über 4000 Arten, die welt-

weit verbreitet sind (SCHUH & SLATER 1995). Sie saugen überwiegend Pflanzensäfte aus Sprossen, aber auch aus Früchten und Samen. Daneben treten aber auch räuberische Arten auf. Bei einigen Angehörigen der Cleradini ist auch eine hämatophage Ernährungsweise beobachtet worden (TORRES et al. 2000).

Die Fossilüberlieferung der Lygaeidae reicht nur mit wenigen Funden bis in den Jura zurück (CARPENTER 1992; ROSS & JARZEMBOWSKI 1993), doch sind alle diese Funde revisionsbedürftig, und es ist fraglich, ob sie überhaupt zu den Lygaeidae gestellt werden können (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Aus dem Alt-Tertiär liegen dann zahlreiche Funde vor. Hier sind vor allem die Fur- und Ølst-Formation (RUST 1999), das Eozän und Oligozän der USA (SCUDDER 1890) und der Baltische und Dominikanische Bernstein (POINAR 1992) zu nennen.

Lygaeidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 27, Taf. 5, Fig. b)

Untersuchtes Material: PE_2000/1047, LS; PE_1993/286 a+b, LS; PE_1990/87, LS; PE_1990/140 a+b, LS; PE_1990/691, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 5,67; Antennenglieder 1-4: 0,27 (unvollst.), 0,71, 0,81, 0,67; Kopflänge 0,67; Pronotumlänge 0,81; Mesoepisternumlänge 0,54; Hemielytrenlänge 3,78; Coriumlänge 2,16; Membranlänge 1,62; Abdominalsternite 1-5: 0,4, 0,54, 0,4, 0,4, 0,4.

Beschreibung: Der Kopf ist triangular im Umriss. Zentral wird er von einer dorsoventralen Trennlinie durchzogen. Die Komplexaugen liegen sehr weit distal am Hinterrand. Die Antennen sind viergliedrig. Das erste Antennenglied liegt zum größten Teil unter dem Kopf. Lediglich das Ende des ersten Segmentes der linken Antenne ist zu sehen. Das zweite und dritte Antennensegment sind ungefähr gleich lang. Das vierte ist etwas kürzer, dafür aber leicht verdickt. Auffällig ist, dass der mittlere Abschnitt des zweiten Segmentes dunkel und der proximale des dritten Segmentes dunkelbraun gefärbt ist. Das letzte Segment ist komplett dunkel gefärbt. Das Pronotum ist kompakt trapezoidal im Umriss, wobei die linke Seite nicht erhalten ist. Das Pronotum verjüngt sich nach cranial, und der Vorderrand ist konkav eingebuchtet. Eine Längsfurche trennt das Pronotum deutlich vom Mesepisternum. Das Metasternum ist sehr schlecht erhalten. Es reicht aber mit einem kleinen Fortsatz zwischen die großen Metacoxalhöhlen und umschließt auch hier die

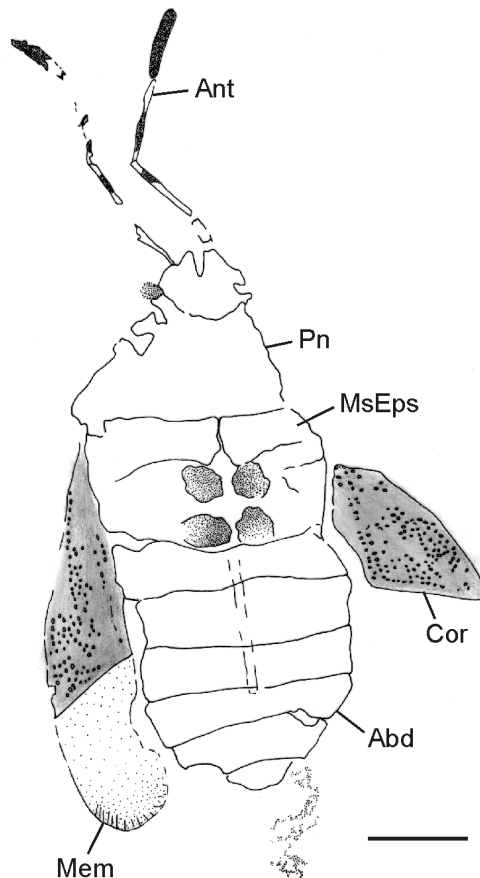


Abb. 27: Lygaeidae gen. et sp. indet. 1; nahezu vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_ 1990/ 87, LS); M = 1 mm.

vordere Hälfte der Coxalhöhlen. Die Hemielytren sind stark sklerotisiert und mit einer Vielzahl von auffälligen Grübchen und Tuberkeln in Quer- und Längsreihen besetzt. Die Membrannaht ist deutlich entwickelt und verläuft gerade. Die sich anschließende Membran ist hellbraun gefärbt und weist keine Aderung auf. Vom Abdomen sind sechs Tergite sichtbar, die alle ungefähr die gleiche Länge haben, aber distad kontinuierlich in ihrer Breite abnehmen, so dass das letzte Abdominalsegment stumpfwinklig-triangular im Umriss erscheint. Zentral sind die ersten drei Sternite etwas eingebuchtet. Diese Vertiefung diente vermutlich der Aufnahme des verlängerten Stechrüssels.

Bemerkungen: Das stark skulptierte Corium, vor allem im Bereich der Flügelbasis, spricht für eine Zugehörigkeit zu den Lygaeidae. Jedoch ist dies kein sicheres Bestimmungskriterium, da es auch bei mehreren Angehörigen der Pentatomidae zu finden ist (SCHUH & SLATER 1995). Die Art stimmt habituell gut mit rezenten Angehörigen der **Cymninae** überein.

Lygaeidae gen. et sp. indet. 2
(Taf. 5, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_2000/1052, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 8,64; Antennenlänge 4,05; Hemielytrenlänge / -breite 5,8 / 1,35.

Beschreibung: Das Exemplar ist nahezu vollständig überliefert, jedoch sind die ehemals stark sklerotisierten Bereiche nur noch als hellbraune „Schatten“ überliefert. Wichtige morphologische Details sind deshalb nicht mehr erhalten. Dieser Erhaltungstyp ist sehr selten und nur noch von einigen Angehörigen der Hymenoptera bekannt (WAPPLER & ENGEL 2002; WAPPLER & ENGEL im Druck). Der Gesamthabitus des Fossils ist schlank. Die Antennen sind sehr lang und reichen in zurückgelegter Stellung weit hinter das Scutellum. Das erste Antennenglied ist kurz, aber nicht verdickt. Die folgenden Segmente sind deutlich länger. Das Pronotum reicht über die Gesamtbreite des Tieres nicht hinaus und verzüngt sich nach cranial nur wenig. Die Hemielytren sind apikal stärker sklerotisiert. Außer zwei deutlichen Längsadern sind keine weiteren Strukturen erkennbar. Zumindest die überlieferten Tibien sind schlank und mit feinen Härchen besetzt. Die Morphologie des Abdomens ist nicht mehr erkennbar, da lediglich hellbraune Reste vorhanden sind. Selbst die sonst so gut überlieferten Segmentgrenzen sind nicht mehr erhalten.

Bemerkungen: Vom Gesamthabitus erinnert das Fossil an Angehörige der **Pachygronthinae**, doch ist diese Zuordnung durch keinerlei morphologische Details zu belegen.

Lygaeidae gen. et sp. indet. 3

Untersuchtes Material: PE_1994/182, LS; PE_1992/336,LS.

Maße (in mm): Flügellänge 7,83; Flügelbreite 2,83; Clavusbreite 0,4; Coriumlänge 3,64.

Beschreibung: In beiden Fällen handelt es sich um isolierte Vorderflügel. Das dunkelbraun gefärbte Corium ist stark sklerotisiert und mit zahlreichen Tuberkeln versehen (Taf. 5, Fig. g). Der Vorderrand ist im proximalen ersten Flügeldrittel deutlich stärker konvex gebogen als im distalen Teil. Der R+M-Stamm ist an der Flügelbasis sehr kurz ausgebildet, teilt sich dann in R und M. R verläuft sodann parallel zum Vorderrand und mündet in diesen etwas di-

stal der Flügelmitte. M endet unvermittelt in der Flügelmitte. Die Clavusbegrenzung ist deutlich entwickelt. Die distale Begrenzung des Corium ist nur leicht konkav gebogen. Die sich anschließende Membran ist hellbraun gefärbt und weist keine Adern auf.

Bemerkungen: Eine nähere systematische Zuordnung ist nur anhand isolierter Vorderflügel nicht möglich. Es gibt aber innerhalb der Lygaeidae eine ganze Reihe von rezenten Taxa, die mehr oder weniger große habituelle Übereinstimmungen mit den vorliegenden Fossilien aufweisen.

12.2.4 Cydnidae (Erdwanzen)

Die Cydnidae sind mit 31 Funden im Eckfelder Maar vertreten und stellen damit die größte Gruppe innerhalb der Heteroptera. Es lassen sich in dem Material vier Gruppen, vor allem aufgrund ihrer Größe, unterscheiden. Ansonsten sind sie einander habituell sehr ähnlich. Als auffälligstes Merkmal sind bei allen die kurzen und kräftigen Extremitäten zu erkennen, die mit Dornenreihen besetzt sind.

Insgesamt umfasst die Cydniden-Fauna weltweit 400-600 Arten (SCHUH & SLATER 1995). Eine letzte systematische Bearbeitung erfolgte durch DOLLING (1981). Seine Ergebnisse weichen teilweise stark von der Klassifikation von FROESCHNER (1960) ab, die in der neueren Literatur ebenfalls noch Verwendung findet.

Die Cydnidae sind an eine Lebensweise auf oder im Boden bestens angepasst. Vor allem die modifizierten Vorderextremitäten und der mäßig gewölbte und glatte Körper ermöglichen ein schnelles eingraben (LARIVIÈRE 1995). Alle Erdwanzen leben phytophag. Sie saugen an Pflanzenwurzel oder ernähren sich von Grassamen, wie dies von *Philapodemus australis* (ERICHSON) bekannt ist (LARIVIÈRE 1995). Umstritten wie die systematische Stellung der einzelnen Teilgruppen der Cydnidae ist auch die Frage nach dem ersten Fossilnachweis dieser Gruppe. Nach der Auflistung bei ROSS & JARZEMBOWSKI (1993), sind die Cydnidae erstmals in der Unterkreide der Mongolei nachweisbar. DOLLING (1981) sieht hingegen in einem Angehörigen der Thaumastellinae aus dem Libanesischen Bernstein den ältesten fossilen Angehörigen. Nach CARPENTER (1992) reichen sie sogar nur bis ins Eozän zurück. Sicher ist, dass sie zahlreich im Paleozän Dänemarks vertreten sind (RUST 1999). Auch in den eozänen Fundstellen Eckfeld und Messel die dominierende Teilgruppe der Heteroptera bilden (LUTZ 1990; eigene Beobachtungen). Es ist also nicht auszuschließen, dass sie bereits im Mesozoikum artenreich vertreten gewesen sind.

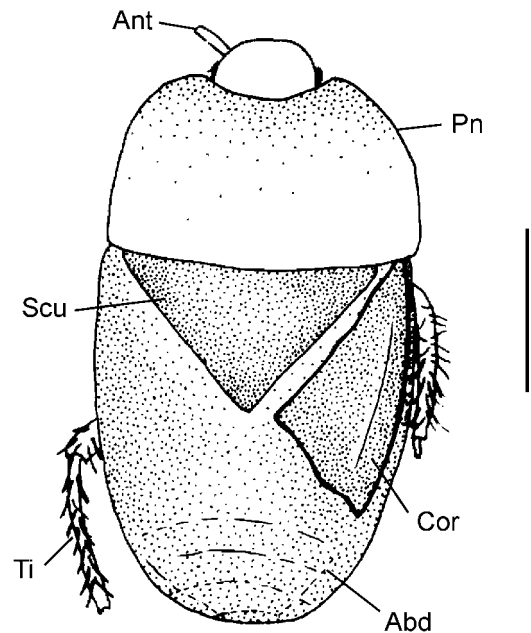


Abb. 28: Cydnidae gen. et sp. indet. 1; vollständiges Exemplar (PE_1990/149 a+b, LS); M = 1 mm.

Cydnidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 28)

Beschreibung: Die Exemplare sind mäßig erhalten. Der Körperriss ist gedrunge-oval. Das Pronotum ist etwa so lang wie breit. Der Vorderrand ist im Bereich des Kopfes leicht eingesenkt. Die vorderen Ecken sind gerundet und vorgezogen. Das Scutellum reicht bis zur Mitte des Abdomens. Der membranöse Vorderteil der Deckflügel ist nicht erhalten, so dass Bereiche der Abdominaltergite sichtbar sind. Die Extremitäten sind mit Dornen besetzt. Der gesamte Körper ist dicht punktiert und schwarz.

Bemerkungen: Mit einer Gesamtlänge von 3,6 mm sind es die kleinsten Angehörigen der Cydnidae in den Ablagerungen des Eckfelder Maars. Eine genaue systematische Bestimmung ist bei diesen kleinen, sehr kompakt gebauten Erdwanzen jedoch sehr schwierig. Sie zeigen aber habituelle Übereinstimmungen mit rezenten Angehörigen der Gattung *Thyreocoris*, die ebenfalls nur wenige Millimeter an Größe erreichen (mündl. Mitt. E. GÖRGNER).

Cydnidae gen. et sp. indet. 2
(Abb. 29, Taf. 5, Fig. d)

Beschreibung: Die Gesamtlänge der Tiere liegt im Durchschnitt bei 7,5 mm. Der Körperriss ist

wie bei allen Angehörigen der Cydnidae gedrunken. Der Kopf ist deutlich kürzer als breit und in den halbkreisförmigen Ausschnitt des Pronotum zurückgezogen. Einzelheiten des Stechrüssels sind nicht erhalten. Auffälligstes Merkmal am Abdomen sind die großen Coxalhöhlen. Die beiden hinteren Extremitätenpaare liegen häufig angewinkelt unter dem Körper. Femur und Tibia sind mit kräftigen Dornen besetzt. Die Abdominalsternite sind apikal stark gebogen. Lateral wird das Abdomen von einem schmalen Connexivum umgeben. Zentral sind die Sternite etwas eingebuchtet. Diese Vertiefung diente vermutlich der Aufnahme des verlängerten Stechrüssels. Das Corium ist stark sklerotisiert und an seinem Hinterrand leicht geschwellt. Der membranöse Vorderteil zeigt keine Aderung.

Bemerkungen: Es gibt innerhalb der Cydnidae eine ganze Reihe von rezenten Taxa, die mit dem vorliegenden Material eine habituelle Übereinstimmung aufweisen. Ähnlichkeiten bestehen hier womöglich zu Angehörigen der Gattung *Cydnus*.

Biostratinomie: Die Funde, die den Cydnidae gen. et sp. indet. 2 zugeordnet werden konnten, zeigen alle die Ventralseite und sind größtenteils stark disartikuliert (siehe Abb. 29). Vor allem die Bereiche oberhalb der Mesocoxalhöhlen haben sich vermutlich frühzeitig abgelöst und sind lange auf der Seeoberfläche gedriftet, wohingegen die hinteren Körperbereiche schnell abgesunken sind und damit ein größeres Überlieferungspotential gehabt haben. Allgemein scheint dies bei den Heteroptera ein normaler Disartikulationsprozess zu sein. Wenn diese

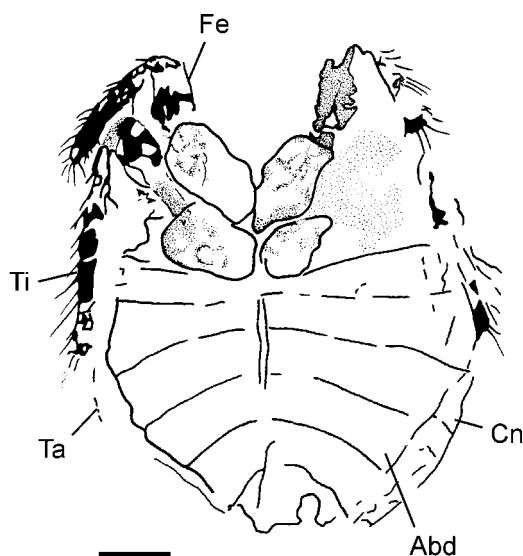


Abb. 29: Cydnidae gen. et sp. indet. 2; isoliertes Abdomen in Ventral-Ansicht (PE_1990/780, LS); M = 1 mm.

einer starken mechanischen Einwirkung (z.B. Wellenschlag, Kontakt mit anderen auf der Wasseroberfläche driftenden Objekten) ausgesetzt sind, lösen sich bei ihnen je nach Artengruppe einerseits die Flügeldecken ab, und andererseits zerbrechen sie oberhalb der Mesocoxalhöhlen, d.h. der Kopf löst sich zusammen mit dem Pronotum und teilweise auch den Vorderbeinen vom restlichen Körper. Der Prothorax selbst bleibt dabei am Abdomen oder am Kopf (mündl. Mitt. Dr. K. S. ULLRICH).

Cydnidae gen. et sp. indet. 3
(Taf. 5, Fig. e)

Beschreibung: Die Gesamtlänge der Tiere liegt im Durchschnitt bei 9,45 mm. Der Körperumriss ist gedrunken bis rundlich-oval. Der Kopf ist deutlich kürzer als breit und in den halbkreisförmigen Ausschnitt des Pronotum zurückgezogen. Das Rostrum ist etwas länger als der Kopf. Das erste Segment des Labium reicht bis kurz hinter das Pronotum. Weitere Einzelheiten des Stechrüssels sind nicht erhalten. Die beiden hinteren Extremitätenpaare liegen bei den meisten Exemplaren angewinkelt unter dem Körper. Femur und Tibia sind mit kräftigen Dornen besetzt. Das Scutellum ist triangular im Umriss. Es reicht ungefähr bis zur Mitte des Abdomen. Die Abdominalsternite sind apikal stark gebogen. Lateral wird das Abdomen von einem breiten Connexivum umgeben. Das Corium ist stark sklerotisiert und an seinem Hinterrand leicht geschwellt. Der membranöse Vorderteil zeigt keine Aderung.

Bemerkungen: Ähnlich wie bei Cydnidae gen. et sp. indet. 2, scheint es sich auch hier um Angehörige der Gattung *Cydnus* zu handeln. Sie unterscheiden sich nur durch ihre Größe. Auch alle Exemplare dieser Gruppe zeigen die Ventralseite. Sie sind aber insgesamt nicht so stark disartikuliert.

Cydnidae gen. et sp. indet. 4

Beschreibung: Die Gesamtlänge der Tiere liegt bei durchschnittlich um 13,5 mm. Der Körperumriss ist rundlich-oval. Der Kopf zeigt den arttypischen Umriss und ist vorne stumpf gerundet. Die einzelnen Segmente der viergliedrigen Antennen sind ungefähr gleich groß. Die Augen sind groß und halbkugelig. Der Vorderrand des Pronotum ist deutlich konkav eingesenkt. Morphologischen Einzelheiten sind am Mesothorax nicht erkennbar. Die hinteren Extremitäten liegen häufig dicht unter dem Körper an. Die Femora und Tibien sind mit kräftigen Dornen besetzt. Die Abdominalsternite sind

apikal stark gebogen. Lateral wird das Abdomen von einem breiten Connexivum umgeben, das wie das restliche Abdomen feine Grübchen aufweist. Die Hemielytren sind bei PE_1994/180 a+b, LS seitlich vom Körper abgestreckt. Das Corium ist stark sklerotisiert. Die Membrannaht ist deutlich entwickelt und verläuft gerade. Die sich anschließende Membran ist hellbraun gefärbt und weist keine Aderung auf.

Bemerkungen: Im Gegensatz zu den anderen Cydnidentaxa aus dem Eckfelder Maar ist bei den Cydnidae gen. et sp. indet. 4 neben der Größe vor allem die metallisch-blaue Färbung der Körperunterseite auffällig. Da die Cydnidae in der Regel eher dunkel und unauffällig gefärbt sind, scheint eine Zugehörigkeit zu den **Sehirinae** am wahrscheinlichsten, da sie als einzige Teilgruppe der Cydnidae oftmals auffällig gefärbt sind (SCHUH & SLATER 1995). Rezente Angehörige der Sehirinae sind heute mit ca. 60 Arten vor allem in der Paläarktis, Orientalis und Äthiopis verbreitet (SCHUH & SLATER 1995: 224).

12.2.5 Acanthosomatidae (Stachelwanzen) ?

Die systematische Stellung der Acanthosomatidae ist bislang noch nicht ausreichend geklärt. Verschiedene Bearbeiter sehen sie nicht als eigenständige Familie an, sondern gliedern sie als Unterfamilie oder Tribus den Pentatomidae an (LARIVIÈRE 1995). Eine Revision der Weltfauna mit einem Bestimmungsschlüssel zu den einzelnen Gattungen lieferte KUMAR (1974). Hiernach umfassen die Stachelwanzen ca. 200 Arten, die weltweit verbreitet sind. Die Acanthosomatidae sind häufig weniger stark sklerotisiert als die Pentatomidae und Cydnidae, und ihre Tarsi bestehen nur aus zwei Segmenten (LARIVIÈRE 1995).

Nach ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) stammen die bislang ältesten Fossilbelege der Acanthosomatidae aus dem mittleren Miozän Japans.

Acanthosomatidae gen. et sp. indet.
(Taf. 5, Fig. f)

Untersuchtes Material: PE_2000/1051 a+b, LS.

Maße (in mm): Antennenglieder 1-5: 0,54, 0,87, 0,94, 1,08, 0,97; Scutellumlänge / -breite 2,97 / 2,7; Coriumlänge 4,05.

Beschreibung: Das Exemplar ist nicht vollständig überliefert. Thorax und Abdomen befinden sich

auf unterschiedlichen Gesteinsplatten. Der Kopf ist stumpf-kegelförmig im Umriss, und der Hinterrand ist verbreitert. Er ist lateral deutlich gekielt. Die Antennen sind 5-gliedrig. Das erste Antennenglied ist deutlich kürzer als die nachfolgenden und relativ breit. Das zweite ist proximal schlank und verbreitert sich distal. Die folgenden Antennenglieder sind ähnlich ausgebildet. Auffällig ist bei allen, dass der proximale Abschnitt hellbraun und der distale Bereich dunkelbraun gefärbt ist. Das Pronotum ist breit- und schildförmig und cranial schmaler als am Hinterrand. Es ist mit regelmäßigen Gruben versehen. Das Scutellum ist durch ein deutlich ausgeprägtes Mesoscutum vom Pronotum getrennt. Das Scutellum-Umriss ist triangular. Der Hinterrand ist etwas breiter als die Gesamtlänge. Alle Ecken sind stumpfwinkelig gerundet. Die Oberfläche ist wie die des Pronotum mit regelmäßigen Gruben besetzt, die im zentralen Teil aber nicht sehr gut zu erkennen sind. Das Abdomen ist nicht gut erhalten. Es wird aber von einem schmalen Connexivum umgeben, welches auf der Gegenplatte zu erkennen ist. Die Laterotergite sind in ihrem distalen Bereich auffällig dunkel, die restlichen Abdominaltergite sind einheitlich hellbraun gefärbt. Die Segmentgrenzen sind sehr schwer zu erkennen. Von den Vorderflügeln ist nur das Corium sehr schwach erhalten, da es vermutlich nicht stark sklerotisiert gewesen ist. Es trägt zahlreiche Grübchen. Von der Aderung ist nichts mehr zu erkennen.

Bemerkungen: Der vorliegende Fund ist sehr schlecht erhalten, so dass die Zugehörigkeit zu den Acanthosomatidae mit großer Unsicherheit behaftet ist. Habituell zeigt der Fund aber viele Übereinstimmungen mit Angehörigen dieser Familie, wie z.B. der stark gekielte Kopf und das große, triangulare Scutellum. Diese Merkmale können aber nicht als Autapomorphien gewertet werden (SCHUH & SLATER 1995). Es gibt auch innerhalb der Pentatomidae eine Reihe von Taxa, die mit dem vorliegenden Material eine mehr oder weniger große habituelle Übereinstimmung aufweisen.

Eine genauere systematische Zuordnung innerhalb der Pentatomoidea wird sich erst klären lassen, wenn weiteres Material vorliegt.

12.2.6 Pentatomidae (Baumwanzen)

Die Pentatomidae bilden die größte Familie innerhalb der schildtragenden Landwanzen (Pentatomorpha). Sie umfassen heute weit über 5000 Arten, die weltweit verbreitet sind. Am artenreichsten sind sie in den tropischen bis subtropischen Klimaten (SCHUH & SLATER 1995).

Die bislang am meisten verwendete systematische Gliederung der Pentatomidae, lieferten ROLSTON et al. (1979, 1980, 1981, 1984). Sie berücksichtigt allerdings nur Taxa der westlichen hemisphäre. Eine kladistische Analyse auf Tribus-Ebene wurde von HASAN & KITCHING (1993) vorgelegt.

Der Großteil der Pentatomidae ist phytophag und lebt vornehmlich auf dem Boden in der Nähe ihrer Wirtspflanzen (SCHUH & SLATER 1995).

Nach ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) stammen die ältesten Fossilbelege der Pentatomidae aus dem Paläozän Frankreichs. Zahlreiche Funde liegen auch aus der Fur- und Ølst-Formation vor (RUST 1999).

Pentatomidae gen. et sp. indet. 1

(Abb. 30, Taf. 5, Fig. h; Taf. 6, Fig. a, b, d)

Untersuchtes Material: PE_2000/1046 a+b, LS; PE_1994/184 a+b, LS; PE_1990/693, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 13,5; Kopflänge / -breite 2,7 / 2,97; Rostrum 5,94; Pronotumlänge / -breite 2,02 / 6,07; Abdomenlänge 6,75; Abdominalsternite 2-7: 1,08, 0,81, 0,94, 0,94, 0,67, 1,08; Coriumlänge / -breite 6,48 / 2,16; Membranlänge 2,43.

Beschreibung: Das am besten erhaltene Exemplar (PE_1994/184 a+b, LS) zeigt die Ventralseite und ist nahezu vollständig. Lediglich die Antennen und die Extremitäten sind nicht erhalten. Der Körperriss ist länglich-oval und sehr kompakt. Der Kopf ist stumpf-kegelförmig und an seinem Hinterrand verbreitert. Die Komplexaugen liegen relativ weit hinten am Kopf. Das Rostrum ist sehr lang. Reste des Labrums und der Stechborstenbündel sind noch erhalten. Das Labium reicht mit mehreren Gliedern bis zum Abdomen. Das Pronotum ist kompakt und schildförmig. Es verjüngt sich craniad, und der Vorderrand ist konkav eingebuchtet. Eine Längsfurche trennt das Pronotum deutlich vom Mesepisternum. Das Mesosternum umschließt die vordere Hälfte der Coxalhöhlen. Das Metasternum ist sehr schlecht erhalten. Es reicht aber mit einem kleinen Fortsatz zwischen die Metacoxalhöhlen und umschließt auch hier die vordere Hälfte der Coxalhöhlen. Ein Connexivum nicht zu erkennen. Insgesamt sind die Sternite stark nach außen gewölbt, und auch der Rest des Tieres ist noch mehr oder minder dreidimensional erhalten. Lateral weisen die Sternite Querfurchen auf, über denen runde Stigmenöffnungen liegen. Die Segmentgrenzen sind deutlich, wobei die distalen Sternite auffällig U-förmig gebo-

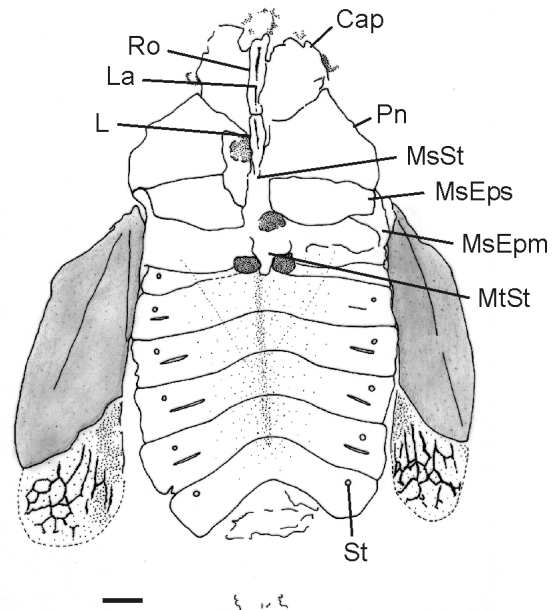


Abb. 30: Pentatomidae gen. et sp. indet. 1; nahezu vollständiges Exemplar in ventraler Lage (PE_1994/184 a+b, LS); M = 1 mm.

gen sind. Die Genitalsegmente sind vermutlich durch taphonomische Prozesse disartikuliert und wurden etwas vom Tier entfernt eingebettet. Die gesamte Oberfläche trägt feine Grübchen, die, da sie mit einer weißen Substanz (Kaolinit?) gefüllt sind, besonders auffallen. Zentral sind die Sternite bis zum vorletzten Abdominalsegment etwas eingebuchtet. Diese Vertiefung diente vermutlich der Aufnahme des verlängerten Stechrüssels. Der Umriss des Scutellums ist nahezu triangular und läuft an seinem Ende spitzwinkelig zu. Es drückt sich von der Dorsalseite durch und war vermutlich stark sklerotisiert. Die Vorderflügel sind kräftig entwickelt. Das Corium war vermutlich nicht so stark sklerotisiert und erscheint an manchen Stellen transparent. Ansonsten sind auf dem Corium nur einfache, longitudinale Adern (R+M) und kleine Grübchen zu erkennen. Es nimmt etwa zwei Drittel der gesamten Flügellänge ein. Die Membrannaht ist deutlich entwickelt, und die Membran ist nur leicht sklerotisiert. Die Aderung bildet ein Netzwerk von groben Zellen, die peripher in parallele Adern enden.

Bemerkungen: Die genaue systematische Stellung des Fossils kann anhand der überlieferten Merkmale nicht ermittelt werden. Jedoch sprechen (1) das relativ lange Scutellum, das deutlich bis zum membranösen Flügelteil reicht, (2) die Ausbildung der Vorderflügel mit ihrer stark reduzierten Aderung und (3) der allgemeine Habitus für eine Zugehörigkeit zu den Pentatomiden.

Pentatomidae gen. et sp. indet. 2
(Abb. 31, Taf. 6, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_1996/37 a+b, LS; PE_1990/695 a+b, LS; PE_1990/971 a+b, LS; PE_1990/972 a+b, LS; PE_1990/1023, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 10,12; Kopflänge / -breite 2,02 / 2,02; Pronotumlänge / -breite 2,43 / 8,1; Scutellumlänge / -breite 4,05 / 4,45; Connexivumbreite 0,67; Coriumlänge 5,13.

Beschreibung: Der Körperumriss der vorliegenden Exemplare ist gedrungen bis rundlich-oval. Die gesamten Exemplare sind blau- bis grünmetallisch gefärbt und zeigen eine aus feinen Grübchen bestehende Skulptur. Der Hinterrand des Kopfes ist etwa doppelt so breit wie der Vorderrand. In der Mitte ist er deutlich gekielt, so dass er dorsoventral durchtrennt erscheint. Die Augen liegen weit am Hinterrand der Kopfkapsel. Das Pronotum ist groß und schildförmig ausgebildet. Die Ecken sind gerundet und lateral zugespitzt. Der Vorderrand ist konkav und leicht "gezähnt". Der Übergang zum Scutellum ist durch eine Längsfurche deutlich ausgeprägt. Das Scutellum ist sehr groß und bedeckt mehr als ein Drittel der Abdomenfläche. Es ist triangular im Umriss, wobei der Außenrand distal leicht konkav gebogen ist. Das Abdomen wird von einem Connexivum gesäumt. Die Laterotergite scheinen in den distalen Abschnitten etwas dunkler gefärbt zu sein. Die Abdominaltergite werden größtenteils vom Scutellum bedeckt. Die distalen Tergite sind stark konvex gebogen. Das Corium der Vorderflü-

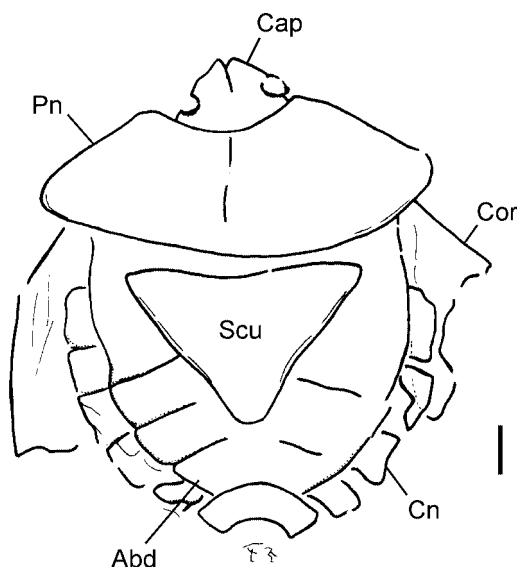


Abb. 31: Pentatomidae gen. et sp. indet. 2; Habituszeichnung in Dorsal-Ansicht (PE_1996/37 a+b, LS); M = 1 mm.

gel ist stark sklerotisiert und mit einer Vielzahl von Grübchen bedeckt. Die Färbung ist ebenfalls bläulich metallisch. Einzelheiten der Flügeladerung sind nicht zu erkennen. Die Membranen sind ebenfalls nicht erhalten.

Bemerkungen: Bei den vorliegenden Exemplaren handelt es sich um sehr auffällige Angehörige der Pentatomidae. Da es sich um eine sehr vielgestaltige Gruppe handelt, ist eine nähere systematische Zuordnung sehr schwierig. Allein nach dem Habitus, kann eine Vielzahl der Teilgruppen der Pentatomidae in Frage kommen. Besonders farbenreiche Pentatomidae kommen in den tropischen Gebieten vor. Der leicht gezähnte Vorderrand des Pronotum könnte möglicherweise auf eine Verwandtschaft zu den Asopinae hindeuten (SCHUH & SLATER 1995). Vor allem die Gattung *Zicrona*, die in der Paläarktis und Äthiopis weit verbreitet ist, fällt durch ihre blau-metallische Färbung auf (THOMAS 1992). Einschränkend muss aber erwähnt werden, dass die Arten von *Zicrona* nur ungefähr halb so groß werden, wie die Eckfelder Exemplare.

Pentatomidae gen. et sp. indet. 3
(Abb. 32, Taf. 6, Fig. e, f)

Untersuchtes Material: PE_1992/323 a+b, LS; PE_1992/503 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,83; Antennenglieder 1-3: 1,08, 1,21, 0,81 (unvollst.); Pronotumlänge 1,08; Scutellumlänge 1,35; Abdomenlänge 3,37; Abdominaltergite 1-5: 0,4, 0,81, 0,74, 0,71, 0,67; Hemielytrenlänge 4,72; Coriumbreite 1,08; Membranbreite 1,48.

Beschreibung: Das am besten erhaltene Exemplar (PE_1992/323 a+b, LS) zeigt die Dorsalseite. Der linke Vorder- und Hinterflügel liegen lateral vom Körper. Das rechte Vorderbein ist nach vorne gerichtet. Der Körperumriss erscheint länglich-oval, obwohl das Fossil durch die Kompaktion leicht deformiert ist. Der Kopf ist groß und triangular im Umriss. Zentral wird er von einer dorsoventralen Trennlinie durchzogen. Die Komplexaugen liegen distal, nahe am Hinterrand. Die Antennen bestehen aus vier Segmenten. Das erste Antennenglied ist proximal deutlich verdickt und verjüngt sich distal bis auf etwa ein Drittel der ursprünglichen Breite. Das zweite ist sehr kurz. Auffällig ist, dass der proximale Abschnitt hellbraun und der distale Bereich dunkelbraun gefärbt ist. Die restlichen Antennenglieder sind ähnlich ausgebildet, aber ungefähr doppelt so lang. Das Pronotum ist annähernd tra-

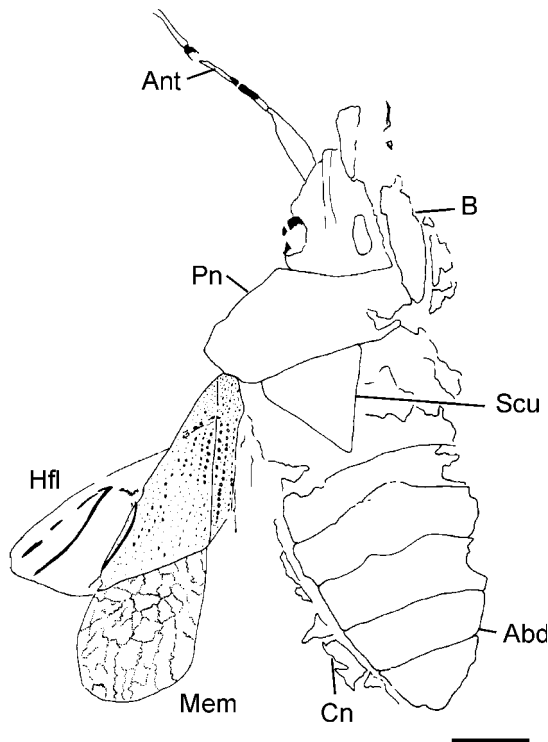


Abb. 32: Pentatomidae gen. et sp. indet. 3; Habituszeichnung (PE_1992/323 a+b, LS); M = 1 mm.

pezoidal im Umriss. Die Hinterecken scheinen lateral etwas verlängert zu sein, was aber auch durch die leichte Deformation bei der Kompaktion verursacht sein könnte. Das Scutellum ist relativ klein und reicht bis kurz vor das erste Abdominaltergit. Es läuft distal spitzwinkelig zu und ist triangular im Umriss. Die Hemielytre ist stark sklerotisiert und

mit einer Vielzahl von Grübchen und Tuberkeln besetzt. Besonders das Clavalfeld ist auffällig skulptiert. Außer der Clavalfurche, die kräftig entwickelt ist, ist keine weitere Aderung auf dem Corium zu sehen. Die Membrannaht ist deutlich entwickelt, und die Membran ist nur leicht sklerotisiert. Die Aderung bildet im Zentrum ein Netzwerk von groben Zellen, die zum Rand hin in eine Serie paralleler Äste endet. Der Hinterflügel wird basal vom Corium des Vorderflügels verdeckt. R und M sind deutlich zu erkennen und laufen auf Höhe der Flügelmitte zusammen. Cu oder 1A werden vom Corium verdeckt, sind aber aufgrund der schwachen Sklerotisierung des Corium an dieser Stelle gut sichtbar. Vom Abdomen sind fünf Tergite zu erkennen, die alle ungefähr die gleiche Länge haben, aber caudad kontinuierlich in ihrer Breite abnehmen. Dadurch erscheint das letzte Abdominalsegment im Umriss stumpfwinkelig-triangular. Gesäumt wird das Abdomen vermutlich von einem breiten Connexivum. Es könnte sich hier aber auch um Reste der hinteren Extremitäten handeln. Die Beine sind nur in Resten überliefert.

Bemerkungen: Das stark skulptierte Corium, vor allem im Bereich der Flügelbasis, und das verdickte erste Antennensegment könnten auch für eine Zugehörigkeit zu den Lygaeidae sprechen. Doch sind bei diesen auf der Flügelmembran höchstens vier bis fünf einfache Adern vorhanden, die niemals Zellen bilden. Bis weiteres und vor allem besser erhaltenes Material vorliegt, werden die beiden Funde den Pentatomidae zugeordnet.

13 Coleoptera (Käfer)

Die Coleoptera bilden mit über 350000 beschriebenen Arten und nahezu 200 Familien die größte Ordnung im Tierreich. Auffallendes Merkmal der Käfer sind die Vorderflügel, die zu einer festen Decke (Elytren) entwickelt sind. Darunter befinden sich, in einer komplizierten Weise zugefaltet, die eigentlichen Flugorgane. Dieser spezielle Schutz der Hinterflügel vor Beschädigung, Verschmieren und Verkleben durch die Elytren, aber auch der dadurch erreichte Verdunstungsschutz, eröffnete dieser Insektengruppe in Konkurrenz zu anderen Insektengruppen, neue Möglichkeiten bei der Erschließung weiterer Nahrungsquellen und Lebensräume.

Die bislang ältesten Käfer-Fossilien stammen aus dem unteren Perm (Artinskium) von Obora in Tschechien (KUKALOVÁ-PECK & WILLMANN 1990; RASNITSYN & QUICKE 2002). Die Gruppe dürfte sich aber bereits im Karbon entwickelt haben. Bei den altpaläozoischen Coleoptera handelt es sich ausschließlich um Angehörigen der Archostemata. Ähnlich wie heute, hatte diese Gruppe nur einen Anteil von wenigen Prozent an der Zusammensetzung der Gesamt-Fauna (PONOMARENKO 1995). Mit Beginn des Mesozoikum änderte sich das Bild ein wenig und die Archostemata traten stärker in den Vordergrund. Auch Angehörige der anderen Unterfamilien (Myxophaga, Adephaga, Polyphaga) traten erstmals in der Trias in Erscheinung (BEUTEL & HAAS 2000). Insgesamt lässt sich die Evolution der Coleoptera im Mesozoikum in zwei Entwicklungszeiträume gliedern. Der erste Zeitraum reicht von der Trias bis in den Mittleren Jura. Er ist vor allem dadurch gekennzeichnet, dass überwiegend "ursprüngliche" Käfer-Familien dominieren, die heute nur noch mit wenigen rezenten Taxa vertreten sind. Der zweite Zeitraum umfasst den restlichen Jura und die Kreide, wobei die Käferfauna der unteren Kreide jener des oberen Jura ähnlicher ist als Käfer-Faunen der oberen Kreide, welche eher der modernen Fauna des Tertiär ähnelt (PONOMARENKO 1995; RASNITSYN & QUICKE 2002). Wie sich bereits in der oberen Kreide andeutet, setzt sich die Dominanz der Polyphaga im Tertiär fort und Angehörige der Curculionidae, Buprestidae, Elateridae, Chrysomelidae, Cerambycidae, Scarabaeidae sind die dominierenden Gruppen. Mit Beginn des Neogen entspricht die Zusammensetzung der heutigen Käfer-Fauna.

Speziell die eozäne Käfer-Fauna ist besonders gut untersucht. Dies liegt nicht zuletzt an der guten Erhaltung vieler Taxa aus dem Baltischen Bernstein. Aus diesem konnten bislang weit über 100 Familien nachgewiesen werden (PONOMARENKO 1995). Aber

auch zahlreiche, gut untersuchte terrestrische Insekten-Taphozönosen, wie z.B. die des Eckfelder Maars, der Grube Messel und des Geiseltals haben reiche Funde geleistet. Unter diesen nimmt das Eckfelder Maar eine besondere Rolle ein, da hier der Anteil der Käfer bei ca. 84 % liegt (LUTZ 1991a, 1993b). Dieses Phänomen ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die "robuste" Bauweise der Käfer und andere spezielle taphonomische Randbedingungen zurückzuführen (siehe Kap. 17.3).

Insgesamt ließen sich in Eckfeld bislang 21 Käfer-Familien nachweisen, wobei die Curculionoidea mit rund 40 % die dominierende Gruppe sind. Andere Käfer-Familien treten zahlenmäßig stark zurück (Abb. 33).

13.1 Archostemata

Die Unter-Ordnung Archostemata beinhaltet alle bislang bekannten fossilen Coleoptera aus dem Perm und der Trias sowie einen Großteil jurassischer Käfer. Rezent sind sie nur noch mit wenigen Arten vertreten. Angehörige dieser Gruppe zeichnen sich durch eine Reihe von plesiomorphen Merkmalen aus, die sich vor allem auf die Flügeldeckenstrukturen beziehen. So sind bei ihnen die Flügeldecken teilweise mit membranösen Fenstern ausgestattet oder sie haben ein gitterartiges Aussehen (BEUTEL 1995). Zur Zeit sind ca. 35 rezente Arten der Archostemata bekannt.

Demgegenüber stehen aber mehr als 450 fossil bekannte Arten, die vier rezenten (Ommatidae, Crowsoniellidae, Micromalthidae, Cupedidae) und 25 ausgestorbenen Familien zugeordnet werden können (YOUNG 2001). Da bislang keinerlei phylogenetische Verwandtschaftsanalysen für die Archostemata und ihrer Teilgruppen vorliegen, ist es sehr schwierig die Beziehungen der Archostemata-Familien untereinander zu beurteilen, was auch die Einordnung fossiler Taxa erschwert.

Allgemein werden die Archostemata als Schwestertaxon aller übrigen drei Unter-Ordnungen der Coleoptera angesehen (BEUTEL 1995).

13.1.1 Cupedidae

Die Cupedidae sind eine der ältesten Käferfamilien, die mit rezenten Arten in der heutigen Fauna verbreitet sind. Erste Angehörige der Cupedidae sind bereits aus der Trias bekannt, aus der sie mit 29 Arten nachgewiesen sind (CARPENTER 1992; PONOMARENKO 1969). Besonders in jurassischen und kretazischen Ablagerungen stellen die Cupedidae meist das häufigste Käfertaxon. Mit dem Übergang zum Tertiär scheint sich dies zu ändern. In den meisten Fundstellen stellen die Cupedidae nur noch ca.

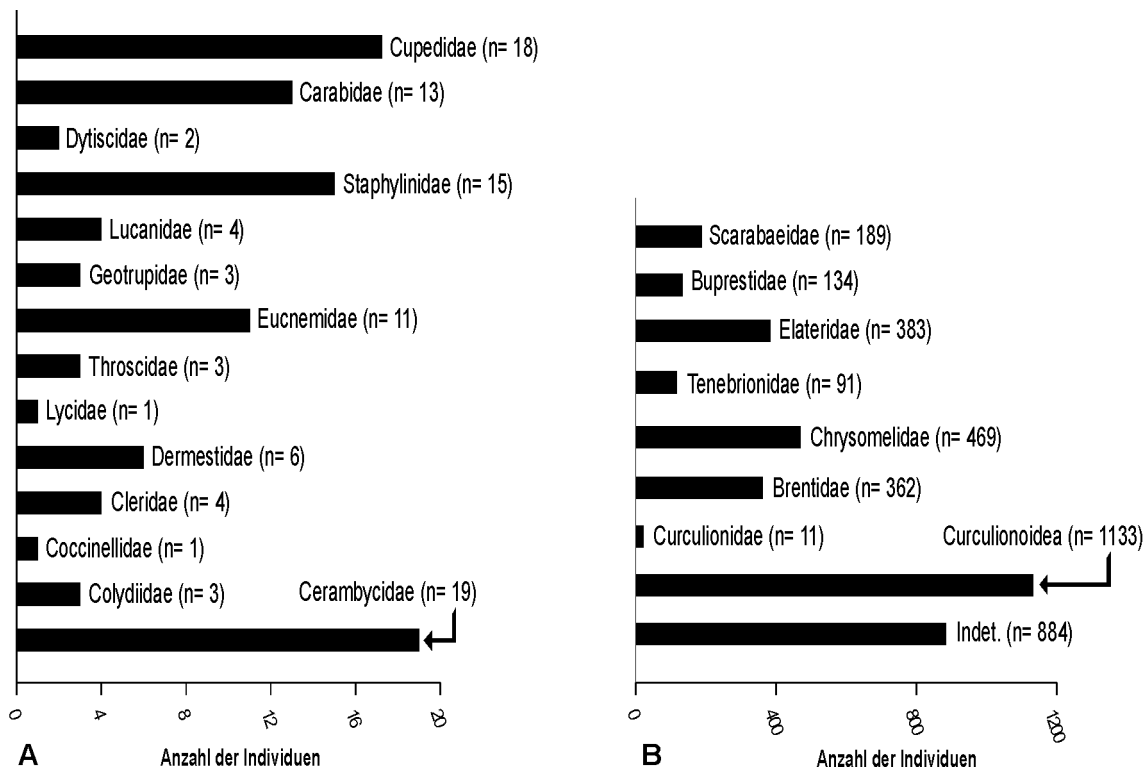


Abb. 33: Zusammensetzung der Käfer-Fauna des Eckfelder Maares, bis einschließlich der Funde aus dem Grabungsjahr 2002; A: untergeordnet vorkommende Käfer-Familien; B: dominierend vorkommende Käfer-Familien; N = 3759.

1 % der Käfertaxa (PONOMARENKO 1995), was ungefähr mit heutigen Verhältnissen vergleichbar ist. Erste Cupedidae, die schon rezenten Gattungen angehören und heute eher disjunkt verbreitet sind, sind aus dem Baltischen Bernstein bekannt (ANDER 1942). Daneben liegen auch zahlreiche Funde aus dem Eckfelder Maar und der Grube Messel vor (TRÖSTER 1993b, c), die genau wie die Funde aus dem Baltischen Bernstein der Gattungsgruppe *Cupes* FABRICIUS (s.lat) zugeordnet werden können. Sie bilden sozusagen morphologisch wie auch geographisch ein Bindeglied zwischen den heutigen Verbreitungsschwerpunkten in Nord-Amerika und Ost-Asien.

Über die Biologie dieser Gruppe ist recht wenig bekannt. Der überwiegende Teil lebt in verrottendem und verpilztem Holz (ATKINS 1963; CROWSON 1981).

Die mutmaßlichen und sicheren Fossilnachweise sowie Angaben über eine Vielzahl von rezenten Angehörigen der einzelnen Teilgruppen der Cupedidae hat ATKINS (1963) zusammengefasst. Weitere Übersichtsdarstellungen lieferten CROWSON (1962) und NEBOISS (1960, 1984).

Tenomerga? eckfeldense TRÖSTER, 1993b (Abb. 34, Taf. 6, Fig. g, h; Taf. 7, Fig. a)

Holotypus: PE_1992/461 a+b, LS.

Weiteres Material: PE_2000/1173 a+b, LS; PE_2000/1138, LS; PE_2000/1139 a+b, LS; PE_2000/1140 a+b, LS; PE_2000/1141 a+b, LS; PE_2000/1142 a+b, LS; PE_2000/1143 a+b, LS; PE_2000/1144 a+b, LS.

Beschreibung: Auf eine Beschreibung wird verzichtet, da der Holotypus von TRÖSTER (1993b) bereits ausführlich dargestellt worden ist. Aufgrund der Erhaltung des Exemplares PE_2000/1138, LS in Dorsal-Ansicht, kann die Beschreibung um die genaue Elytrenoberflächen-Struktur ergänzt werden. Wie für Angehörige der Cupedidae typisch, zeigt auch der Vorderflügel eine deutlich ausgeprägte Aderung. Bis auf CuP und 1A sind alle Adern vorhanden. CuA und M entspringen unabhängig voneinander an der Elytren-Basis und laufen nahe des Apex zusammen. Kurz nach der Fusion von CuA und M mündet vermutlich auch R in den gemeinsamen CuA-M-Ast. Der Zwischenraum zwischen den Hauptadern wird mit Doppelreihen von quadratischen, gitternetzartigen Fenstern gebildet. Jedes dieser "membranösen" Fenster zeigt an seinen Seitenwänden jeweils mittig eine punktförmige Verdickung, die teilweise ins Lumen hineinragt (Taf. 7, Fig. a).

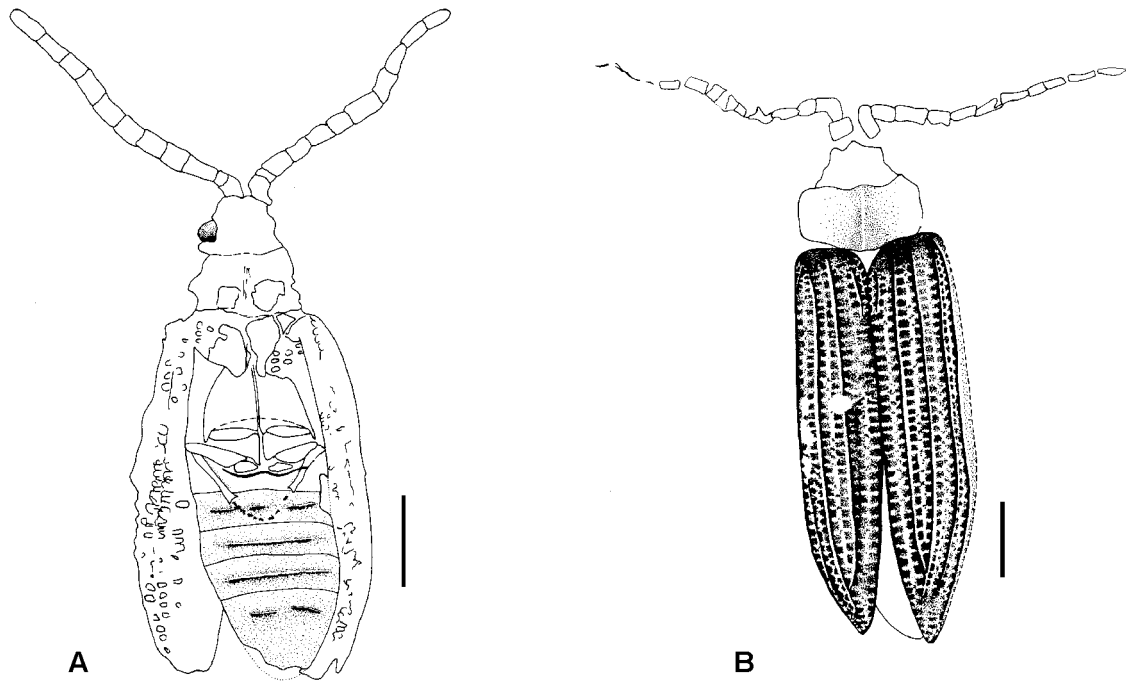


Abb. 34: *Tenomerga? eckfeldense* TRÖSTER 1993; A: Holotypus in Ventral-Ansicht (PE_1992/461 a+b, LS); B: Komplette erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_2000/1138, LS); M = 2 mm.

Bemerkungen: Soweit Messwerte genommen werden konnten, stimmen diese mit denen des Holotypus gut überein. Bei allen Exemplaren liegt das Verhältnis zwischen Körperlänge und Antennenlänge deutlich über 1,6, was nach TRÖSTER (1993b) bislang nur von der nordamerikanischen Art *T. concolor* (WESTWOOD) bekannt ist. Neben der Kopfstruktur ist auch die Oberflächenstruktur der Elytren für eine genauere Bestimmung wichtig. Der Aderverlauf bei PE_2000/1138, LS zeigt gewisse Übereinstimmungen mit *T. mucidae* (CHEVROLAT) und *Distocupes varians* (LEA). Beide sind heute vornehmlich in Ost-Asien und Australien verbreitet (NEBOISS 1984).

Im Gegensatz zu allen bislang gefundenen Cupedidae aus dem Eckfelder Maar, bei denen die Antennen V-förmig nach vorne gestreckt sind, sind bei PE_2000/1141 a+b, LS und PE_2000/1142 a+b, LS die Antennen dicht beieinanderliegend, gerade nach vorne gestreckt (Taf. 7, Fig. a). Diese Stellung der Antennen findet sich sehr häufig bei toten Exemplaren der Cupedidae und kann als eine Art "Todeshaltung" betrachtet werden (mündl. Mitt. Dr. Th. HÖRNSCHEMEYER).

Cupedidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 35, Taf. 7, Fig. b)

Untersuchtes Material: PE_2000/1145 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 6,8; Antennenlänge 3,6; Antennensegmente 1-11: 0,8, 0,3, 0,3, 0,3, 0,3, 0,3, 0,3, 0,3, 0,3, 0,5; Abdomenlänge 2,8; Ster-nite 1-5: 0,3, 0,4, 0,4, 0,3, 1,3; Elytrenlänge 5.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist nahezu vollständig erhalten und von der Ventralseite sichtbar. Der Kopf ist länger als breit, und es sind vier tuberkelartige Auswüchse als Negativ-Form erkennbar. Die beiden vorderen Erhebungen liegen direkt hinter den Antennenbasen und sind kräftiger ausgebildet als die beiden hinteren, die auf Höhe der Augen liegen. Die 11-gliedrigen Antennen setzen dicht beieinander am Vorderrand des Kopfes an. Das erste Glied ist zylindrisch gebaut. Das zweite ist schlanker und erreicht distal ungefähr die Breite des ersten Gliedes. Die folgenden Glieder sind gleich gebaut und besitzen eine vorspringende Vorderecke, so dass die Antennen leicht gesägt sind. Das letzte Glied ist länglich-oval im Umriss. Die Coxen auf dem Pro- und Metathorax sind rundlich bzw. triangular im Umriss. In beiden Fällen liegen sie dicht beieinander, berühren sich aber nicht. Vermutlich dient der dadurch entstandene schmale Spalt der Aufnahme eines Prosternal-Fortsatzes. Ferner umschließt das Mesosternum die Coxal-Höhlen um mehr als die Hälfte des eigentlichen Umfanges. Am unteren Ende der Coxalhöhlen schließt sich das Metasternum an. An seiner Seite liegt eine Leiste, die als schmale Epipleure zu deuten ist. Das Metaster-

num wird durch eine angedeutete Längsnaht nur unvollständig geteilt. Am Hinterrand des Metasternum liegen die Metacoxae. Diese sind als große, querliegende Platten entwickelt. Die Extremitäten liegen angewinkelt unter dem Körper. Femur und Tibia sind langgestreckt. Vom Tarsus sind lediglich vier Glieder erhalten. Die folgenden fünf Abdominalsternite sind vollständig erhalten und deutlich durch Quernähte voneinander getrennt. Das letzte ist nahezu dreieckig im Umriss und ca. doppelt so lang wie die vorherigen. Die Sternite tragen in der Mitte jeweils einen Querkiel. Die Flügeldecken werden größtenteils vom Körper verdeckt. Sie tragen aber die für Angehörige der Cupedidae typische gitternetzartige Struktur.

Bemerkungen: Dem Habitus nach ist eine Zugehörigkeit zur Gattungsgruppe *Cupes* FABRICIUS (s.lat.) sehr wahrscheinlich. Dafür sprechen vor allem die Kopftuberkel, die Struktur der Flügeldecken und die Querkiel auf den Abdominalsterniten. Aufgrund gravierender Unterschiede im Bau der männlichen Genitalien gliedert sich die Gattungsgruppe jedoch in mehrere Gattungen (NEBOISS 1984). Aufgrund der gesägten Antennen ergeben sich mehr oder weniger große Übereinstimmungen mit den Gattungen *Rhysidigma* NEBOISS und *Prolixocupes* NEBOISS. Angehörige dieser typologisch be-

gründeten Gattungen sind heute in Ost-Afrika und Madagaskar bzw. Süd-Amerika und den westlichen USA verbreitet (NEBOISS 1984).

Cupididae gen. et sp. indet. 2

Untersuchtes Material: PE_2000/1146 a+b, LS; PE_1994/194 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,8; Antennenlänge 4,8; Antennensegmente 1-11: 0,8, 0,4, 0,4, 0,5, 0,4, 0,4, 0,4, 0,4, 0,3, 0,5; Elytrenlänge 4,1.

Beschreibung: Die beiden vorliegenden Exemplare zeigen die Merkmale der Gattung. Der Kopf trägt zwei Tuberkelpaare. Das erste liegt direkt unterhalb der Antennenbasen, und das zweite befindet sich etwas über den Augen. Die Antennen sind filiiform und reichen im zurückgelegten Zustand deutlich über die Körpermitte hinweg. Die einzelnen Glieder sind nahezu zylindrisch im Umriss. Die Elytren sind langgestreckt und schlank. Der Zwischenraum zwischen den Hauptadern wird von quadratischen, gitternetzartigen Fenstern gebildet. Die genaue Anzahl der Grubenreihen kann aber nicht bestimmt werden.

Bemerkungen: Nach dem Habitus zu urteilen ist eine Zugehörigkeit zur Gattungsgruppe *Cupes* FABRICIUS (s.lat.) sehr wahrscheinlich. Größte Übereinstimmungen ergeben sich hier vor allem mit der Gattung *Cupes* s.str.. Diese ist heute nur noch mit der Art *Cupes capitatus* FABRICIUS in den USA und Kanada verbreitet (NEBOISS 1984).

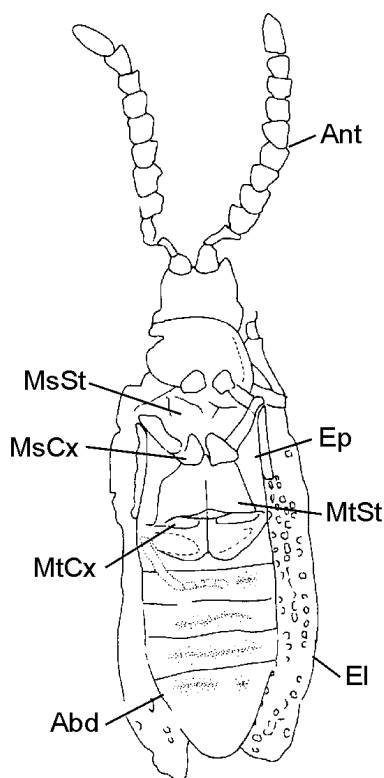


Abb. 35: Cupedidae gen. et sp. indet. 1; vollständiges Exemplar (PE_2000/1145 a+b, LS); M = 1 mm.

13.2 Adephaga

Die Adephaga sind überwiegend räuberisch lebende Käfer, die noch eine ganze Reihe von plesiomorphen Merkmalen zeigen, die eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zu den Archostemata wahrscheinlich machen (BEUTEL 1995). Hierzu zählen vor allem die bei Larven noch als selbständiges Glied erhaltene Tibia. Aufgrund ihrer unterschiedlichen Lebensweise lassen sich die Adephaga in die zwei Großgruppen der "Geadephaga" und "Hydra-dephaga" teilen. Die Mehrzahl der Arten der "Geadephaga" wird von den Carabidae gestellt. Möglicherweise hat sich diese Gruppe bereits im oberen Perm entwickelt (PONOMARENKO 1995). Verstärkt treten sie dann ab dem Jura auf (BEUTEL 1995). Erste sichere Nachweise stammen jedoch erst aus dem Tertiär.

13.2.1 Carabidae (Laufkäfer)

Die Carabiden sind eine sehr artenreiche und nahezu weltweit verbreitete Käfer-Familie. Ihre Artenzahl wird auf ca. 25000-50000 Arten geschätzt, von denen bislang nur ein Bruchteil beschrieben ist (LA-ROCHELLE & LARIVIÈRE 2001). Aufgrund ihrer langen evolutiven Entwicklung, erste Nachweise gibt es bereits seit dem frühen Mesozoikum (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993), hat sich diese Gruppe besonders an das Leben am und im Boden angepasst. Seltenere kann man sie auch auf Gebüsch, Kräutern oder Blüten finden. Bei vielen Angehörigen sind die Augen gut entwickelt, die Hinterflügel sind zurückgebildet, und die Flügeldecken können an ihrer Naht miteinander verklebt sein (CROWSON 1981). Habituell sind die Carabiden recht einheitlich gebaut. Der überwiegende Anteil ist meist schlank oder mehr oder weniger gedrungen gebaut. Auffällig sind vor allem die teilweise stark verlängerten Mandibeln der Cicindelinae (Sandlaufkäfer). Das Pronotum ist häufig schmaler als die Flügeldecken oder etwa so breit wie diese. Die Elytren sind meist auffällig strukturiert (Längsrippen, Kettenstreifen, Punktgruben). Ausnahme bildet hier die bemerkenswerte Gruppe der Paussinae, die aufgrund ihrer myrmekophilen Lebensweise ihren Habitus stark verändert haben, um den Ameisen, unter denen sie leben, keinerlei Angriffsfläche zu bieten (siehe Kap. 13.2.1.1).

Die meisten Laufkäfer sind carnivor. Nur von wenigen Gattung ist bekannt, dass sie sich rein vegetarisch ernähren (LAWRENCE & BRITTON 1991).

In Eckfeld sind bislang nur 13 Carabiden gefunden worden. Bei ca. 50 % der Funde ist aufgrund der guten Erhaltung zumindest eine Bestimmung bis auf Unterfamilien-Niveau möglich. Bei den restlichen Funden ist wegen der unzureichenden Erhaltung jedoch keine nähere Zuordnung möglich. Die beiden Exemplare PE_1993/148 a+b, LS und PE_1990/61 a+b, LS zeigen habituell große Übereinstimmungen mit den von WEDMANN (2000: 40-41) beschriebenen Carabidae aus Enspel, die eine auffallend grünblaue Färbung zeigen.

Die Systematik der Carabiden war lange Zeit sehr umstritten. Nach MADDISON et al. (1999) ist die Klassifikation von ERWIN et al. (1979) eine der detailliertesten, die bislang verfügbar ist. Sie berücksichtigt neben morphologischen Details vor allem auch das Verhalten der Imagines und Larven und geht auch auf die historische Zoogeographie einzelner Gruppen ein.

Carabidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 36, Taf. 7, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_2000/1076 a+b, LS; PE_1993/178 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 6,21; Köpflänge 1,21; Pronotumlänge /-breite 1,21 / 2,43; Elytrenlänge /-breite 3,37 / 0,81; Antennenlänge 2,29.

Beschreibung: Die beiden vorliegenden Exemplare zeigen einen langgestreckten und schlanken Habitus. Der Kopf ist prognath und nur geringfügig länger als breit. Die Mandibeln sind distal hakenförmig nach innen gebogen und vermutlich mit zwei Zähnen besetzt. Die 11-gliedrigen Antennen sind homonom gegliedert. Das terminale Segment ist keulenförmig verdickt. Die Antennenbasis liegt auf Höhe des Clypeus und Labrum. Die Augen überragen das Pronotum seitlich nicht. Das Pronotum ist etwas breiter als lang und zentral mit einer vertikalen Vertiefung versehen. Die Seiten sind leicht ausgebuchtet, und die Oberfläche ist mit feinen Härchen besetzt. Die Vorderbrust scheint stielförmig verlängert zu sein. Die Elytren sind lang und schmal und bedecken das ganze Abdomen. Der Elytrenvorderrand ist gerade, und die Schultern sind rechtwin-

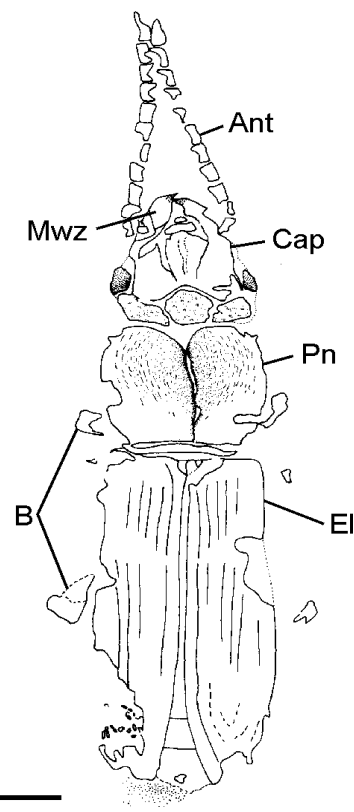


Abb. 36: Carabidae gen. et sp. indet. 1; vollständiges Exemplar (PE_1993/178 a+b, LS); M = 1 mm.

kelig. Auf der Oberfläche sind mehrere Längsfurchen erkennbar.

Bemerkungen: Habituell zeigen die beiden Exemplare Übereinstimmungen mit Angehörigen der **Scaritinae**. Sie leben hauptsächlich räuberisch in feuchten und nassen Biotopen (WACHMANN et al. 1995). Die Vorderbeine sind mit Zähnen besetzt, die vornehmlich zum Graben genutzt werden. Eine weitere Bestimmung ist aufgrund der fehlender Extremitäten nicht möglich.

Carabidae gen. et sp. indet. 2
(Abb. 37)

Untersuchtes Material: PE_1992/558 a, LS; PE_1992/559 b, LS; PE_1990/660, LS; PE_1990/361 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 21,6; Köpflänge 4,72; Mandibellänge 2,97; Elytrenlänge /-breite 14,17 / 4,59.

Beschreibung: Der Gesamthabitus der vorliegenden Exemplare ist schlank bis leicht gedrunken. Der Kopf ist relativ kurz, breit und prognath. Die Komplexaugen sind groß und liegen seitlich am Kopf. Die Mandibeln sind sehr kräftig entwickelt und haben distal einen hakenförmig nach innen gebogenen Endzahn. Bei PE_1992/558 a, LS sind auf der linken Mandibel mehrere Borsten zu erkennen. Die Fühlerbasen lenken zwischen Kopf und Clypeus ein. Das Labrum ist groß und rechteckig im Umriss. Das Pronotum ist in der Mitte deutlich nach außen ausgebuchtet und an dieser Stelle nahezu so breit wie die Elytren. Ansonsten ist das Pronotum schmäler als die Elytren. Das Scutellum ist sichtbar. Die Elytren sind ungefähr doppelt so lang wie breit, und sie sind durch neun Längsrippen auffällig skulpturiert. Der vierte und fünfte Streifen laufen apikal zusammen. Die Zwischenintervalle zeigen keinerlei Skulptur. An den Vorder- und Mittelbeinen sind die Femora verbreitert.

Bemerkungen: Aufgrund des deutlich ausgebildeten Basalrandes der Flügeldecken ist eine Zuordnung zu den **Nebriinae**, Pterostichinae oder Pogoninae sehr wahrscheinlich. Eine nähere Bestimmung ist wegen fehlender Antennen-Merkmale jedoch nicht möglich. Bei den Pogoninae ist das dritte Antennenglied behaart. Alle Angehörige der Pogoninae bevorzugen eine halophile bzw. halobionte Lebensweise (CROWSON 1981). Angehöriger der Pterostichinae zeigen hinsichtlich des Prono-

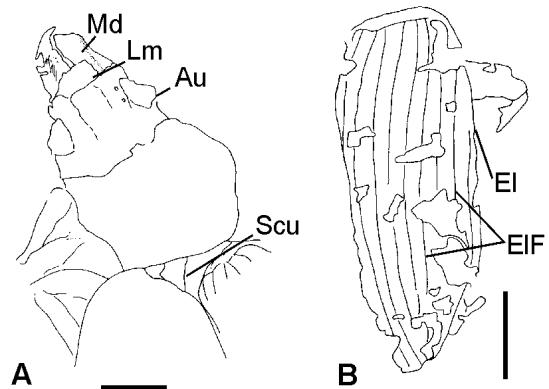


Abb. 37: Carabidae gen. et sp. indet. 2; A: Detail-Ansicht des Kopfes (PE_1992/558 a+b, LS); M = 2 mm; B: Detail-Ansicht des Punktstreifenmusters auf den Elytren (PE_1990/660, LS); M = 1 mm.

tumbaus starke Abweichungen vom Eckfelder Exemplar und die Fühler sind bei ihnen erst ab dem vierten Glied mit Härchen besetzt. Bei den Nebriinae zeigen die Antennen hingegen keine Modifikationen. Stattdessen sind bei ihnen die Mandibeln mit Borsten besetzt.

Carabidae gen. et sp. indet. 3

Untersuchtes Material: PE_2000/1078 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 5,13; Köpflänge 0,67; Pronotumlänge /-breite 0,94 / 1,48; Elytrenlänge /-breite 3,37 / 0,81; Augendurchmesser 0,27.

Beschreibung: Es handelt sich um einen kleinwüchsigen Angehörigen der Carabidae. Der Kopf ist breiter als lang. Die großen Augen liegen seitlich am Kopf. Der Gesamthabitus ist gedrunken. Die Maxillen sind teilweise mit feinen Härchen besetzt. Das Pronotum ist trapezoidal im Umriss. Der Vorderrand ist ca. 1,5 mal so breit wie der Hinterrand. Die Ecken sind leicht gerundet. Die Elytren sind lang und schmal. Ihre breiteste Stelle liegt im proximalen Drittel. Die Schultern sind leicht gerundet. Das Scutellum ist sichtbar und dreieckig. Die Oberfläche der Elytren zeigt mehrere Punktstreifen.

Bemerkungen: Das vorliegende Exemplar zeigt im Habitus (Kopf, Pronotum) gewisse Übereinstimmungen mit Angehörigen der Notiophilinae, speziell der Gattung *Notiophilus* DUMERIL. Jedoch ist bei ihnen zwischen dem 1. und 2. Punktstreifen ein breiter Zwischenraum (Spiegelfeld) ausgebildet, der beim Eckfelder Exemplar nicht ausgebildet ist, da

die Punktstreifen an der entsprechenden Stelle ohne Unterbrechung durchlaufen.

Die Imagines und Larven der Notiophilinae jagen nach Springschwänzen und Milben (ERWIN 1991).

13.2.1.1 Paussinae (Fühlerkäfer)

Die Paussinae oder auch Fühlerkäfer sind eine hochspezialisierte Gruppe innerhalb der Carabidae, bei denen eine deutliche Anpassung an die Myrmekophilie zu beobachten ist. Die Angaben über die heute noch lebenden Arten schwankt je nach Bearbeiter zwischen 460-600 (u.a. DARLINGTON 1950; NAGEL 1987a).

Sie sind auf allen Kontinenten vertreten, mit Ausnahme der Antarktis. Das nördlichste Vorkommen wird durch *Paussus favieri* in Süd-Frankreich repräsentiert (LE MASNE 1961). Südlichste Vorkommen bilden zwei *Arthropterus*-Arten in Tasmanien (LUNA DE CARVALHO 1973). Verbreitungsschwerpunkte sind aber eher die tropischen Gebiete, weshalb die Gruppe auch als pan- oder circumtropisch zu bezeichnen ist.

Fossile Paussiden waren bislang nur aus dem Baltischen und Dominikanischen Bernstein bekannt (DARLINGTON 1950; WASMANN 1926a, b, 1929; NAGEL 1987a, b, 1997). Deshalb ist der Fund eines Angehörigen dieser Gruppe in limnischen Sedimenten von besonderer Bedeutung und unterstreicht das große Erhaltungspotenzial auch von Seesedimenten.

Die Monophylie der Paussinae ist durch mehrere Autapomorphien gesichert (BASILEWSKY 1962). Über ihre Schwestergruppe hingegen gehen die Interpretationen stark auseinander, da die hier in Betracht kommenden Ozeaninae bislang nur durch eine Reihe von Sympletiomorphien ausgezeichnet sind (vgl. BEUTEL 1992; DARLINGTON 1950; NAGEL 1997). Bezüglich der systematischen Einordnung wird hier den Arbeiten von LUNA DE CARVALHO (1987) und NAGEL (1997) gefolgt.

Pleuarthropterus (Balticarthropterus)? nonsucineus WAPPLER n. sp.

(Carabidae: Paussinae: Carabidomemnitae)

(Abb. 38, Taf. 7, Fig. d, g)

Holotypus: PE_2000/544, LS (komplett erhaltenes Exemplar).

Maße (in mm): Länge 8,1; Antennen-Länge 2,3; Länge der Antennomere 3-11: 0,1; 0,13; 0,09; 0,08; 0,07; 0,14; 0,08; 0,16; 0,26; Kopflänge- und breite 1,3 bzw. 0,9; Pronotumlänge - und breite 1,2 bzw. 2,3; Elytrenlänge 5,8; max. Elytrenbreite 1,8;

Länge Mesofemur 0,9; Länge Mesotibia 0,5.

Beschreibung des Holotypus: Es liegt ein nahezu vollständig erhaltenes, dorsoventral eingebettetes Exemplar vor. Der Gesamthabitus ist zylindrisch. Der Kopf ist ca. 1,5 mal so lang wie breit. Sein Hinterrand ist leicht konvex gebogen. Das rechte Auge ist nur unvollständig erhalten und halbkreisförmig im Umriss. Die linke Antenne ist mit 11 Antennomeren erhalten und damit länger als Kopf und Pronotum zusammen (erreicht in rückwärtiger Position das Ende des Scutellum). Der Scapus ist ein wenig zerdrückt und nicht klar sichtbar. Der Pedicellus scheint reduziert zu sein. Das erste Segment der gekulten Antenne (3. Antennen-Segment) ist nahezu rhombisch und vermutlich flach im Querschnitt. Die restlichen Segmente des Flagellum (2.-8.) sind auffallend rechteckig und werden distad zunehmend breiter. Sie haben einem konvexen Außenrand. Das letzte Antennen-Segment hingegen ist deutlich gerundet und breiter als lang. Der gesamte Bereich des Flagellum ist mit dicht aneinanderliegenden Gruben besetzt. Das Pronotum ist im oberen Drittel deutlich breiter und an den vorderen Ecken stumpf abgerundet. Der Pronotum-Vorderrand ist stark konkav, die Basis verläuft hingegen gerade. Die Oberflächenskulptierung entspricht weitgehend denen der Antennenglieder. Das Scutellum ist deutlich sichtbar und dreieckig im Umriss und ebenfalls stark mit einer Grubenstruktur versehen. Die Elytren sind basal so breit wie das Pronotum. In den basalen zwei Dritteln verlaufen sie annähernd parallel. Im apikalen Bereich werden sie deutlich breiter. Vermutlich haben sie das Abdomen nicht komplett bedeckt, so dass das Pygidium teilweise von dorsal zu sehen war. Die rechte Elytre ist im apikalen Bereich nur noch unvollständig erhalten, so dass stellenweise das Abdomen sichtbar wird. Die Elytrenoberfläche ist mit einem unregelmäßigen Grubenmuster versehen, das auf der linken Elytre apikal und auf der rechten basal ein Punktstreifenmuster zeigt. Die Extremitäten sind nur auf der linken Seite erhalten. Die Coxae sind von dorsal nicht zu erkennen. Die Femora sind kurz und breit und vermutlich distal abgeflacht gewesen. Die apikalen Enden sind deutlich gerundet. Die Mesotibia ist annähernd rechteckig im Umriss, wobei die Ecken leicht gerundet sind. Sie ist zirka halb so breit und halb so lang wie das Mesofemur.

Derivatio nominis: Der Name weist darauf hin, dass die Art nicht wie üblich in einem Bernstein (lat.= nonsucineus) überliefert ist, sondern aus limnischen Ablagerungen stammt.

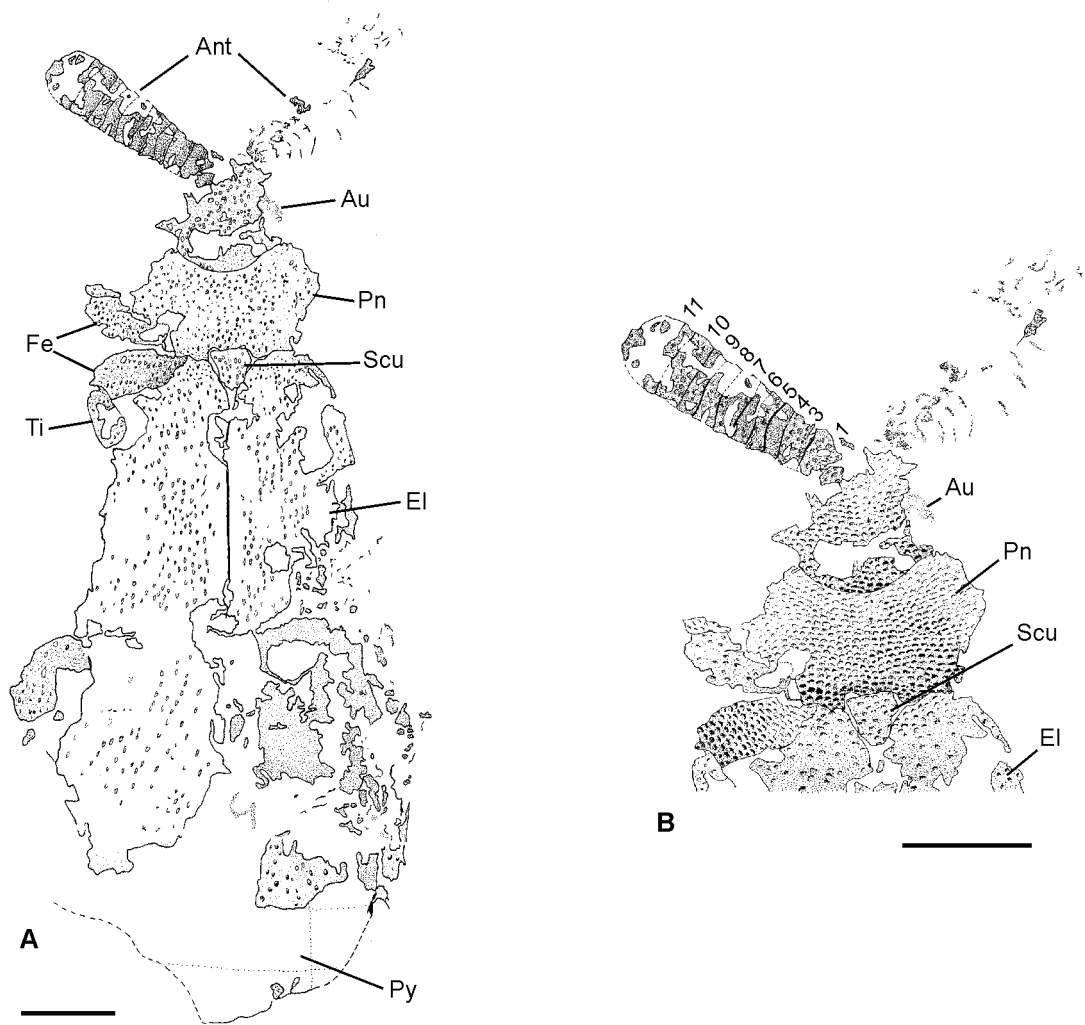


Abb. 38: *Pleuarthropterus* (*Balticarthropterus*)? *nonsucineus* n. sp.; A: Holotypus (PE_2000/544, LS); B: Detail-Ansicht der modifizierten Antennen; M = 1 mm.

Vorkommen: Eckfelder Maar, ca. 2 km NW Eckfeld bei Manderscheid, Eifel, Deutschland.

Stratum typicum: Mittel-Eozän (Geiseltalium), MP 13, stratigraphischer Bereich ca. 24 cm unter Leithorizont S8.

Bemerkungen: Die Gattungszuordnung des Eckfelder Exemplars innerhalb der Carabidomemnitae beruht im wesentlichen auf der Form der Elytren und deren Verfalzung (Abb. 39, Merkmal 4). Sie reicht hier nur knapp bis zur Mitte der Flügeldecken und kann somit als gut begründete Synapomorphie innerhalb der Carabidomemnitae angesehen werden. Allerdings ist noch unklar, ob alle fossilen Gattungen der Paussinae (*sensu* BASILEWSKI 1953) (einzige Ausnahme *Homopterus hispaniolensis*) zu den Carabidomemnitae zu stellen sind

oder ob sie als Schwestergruppe der (Carabidomemnitae + Paussitae) zu werten sind (NAGEL 1997). Es konnten bislang für die meisten angeführten Subgenera keine eindeutigen Apomorphien gefunden werden (Abb. 39). Lediglich für die Gattungen *Balticarthropterus*, *Ceraptites* und für das Eckfelder Exemplar ließen sich die spezielle Elytrenverfalzung nachweisen (NAGEL 1987a, 1997). Die Zuordnung des Eckfelder Exemplars beruht deshalb nahezu ausschließlich auf habituellen Ähnlichkeiten. Eine Zugehörigkeit zur Gattung *Eopausus* kann aufgrund des völlig unterschiedlichen Baus der Beine (schlank) und des Flagellum (eingliedrig) sicher ausgeschlossen werden (NAGEL 1987b). Die Gattung *Arthropterites* unterscheidet sich grundlegend im Bau des Flagellum, da dieses hier erst vom dritten Glied an deutlich erweitert ist und vermutlich nur 8-7-gliedrig ausgebildet war

(WASMANN 1929). Bei *Protocerapteris* ist das Labialpalpenendglied stark verbreitert (vermutliche Synapomorphie des Komplexes *Protocerapteris* + *Carabidomemnini* + *Eohomopterini*). Dieses Merkmal ist beim Eckfelder Exemplar nicht zu erkennen, aber habituell scheinen die beiden Arten gut übereinzustimmen, was sich vor allem in der von WASMANN (1929) eingeführten "Form- und Flügeldeckenkonstante" zeigt. WASMANN (1929: 44) bemerkte aber, dass bei *Protocerapteris* "die Fühlerbreite ... über die von *Arthropteris* hinausgeht" und somit deutlich breiter ist, als jene des Eckfelder Fossils. Für die Gattung *Succinarthropteris* lassen sich nur eine Reihe von Plesiomorphien nachweisen. Habituell weichen die Angehörigen dieser Gattung besonders im Bau der Beine von der neuen Art ab. Für *Pleuarthropteris* und *Ceraptites* lassen sich in Bezug auf die Ausbildung der Elytrennaht die größten Übereinstimmungen feststellen. Vermutlich handelt es sich bei *Ceraptites* um eine paraphyle-

tische Gattung, die sich zwar typologisch gut abgrenzen lässt, aber keine eindeutigen abgeleiteten Merkmale zeigt (NAGEL 1987b). Hier sind zusätzliche Funde notwendig, um zu einer Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zu gelangen. Bis dahin wird das Eckfelder Exemplar in die Verwandtschaft von *Pleuarthropteris* gestellt. Hier zeigen sich die größten Übereinstimmungen mit *P. (Balticarthropteris) balticus* (WASMANN 1929: Taf. II, Fig. 17-18), besonders in der Form der Antennen. Für eine gesicherte Zuordnung wäre aber die Kenntnis des Baus des Labialpalpen-Endgliedes wichtig.

Biologie: Über die Biologie der Paussinae ist nur sehr wenig bekannt, doch kann als gesichert gelten, dass sämtliche Paussinae, vermutlich mit Ausnahme der australischen Arthropterini, als Larven und Imagines myrmekophil leben. Bereits DARLINGTON (1950: 47) kommt in seiner sehr ausführlichen Mo-

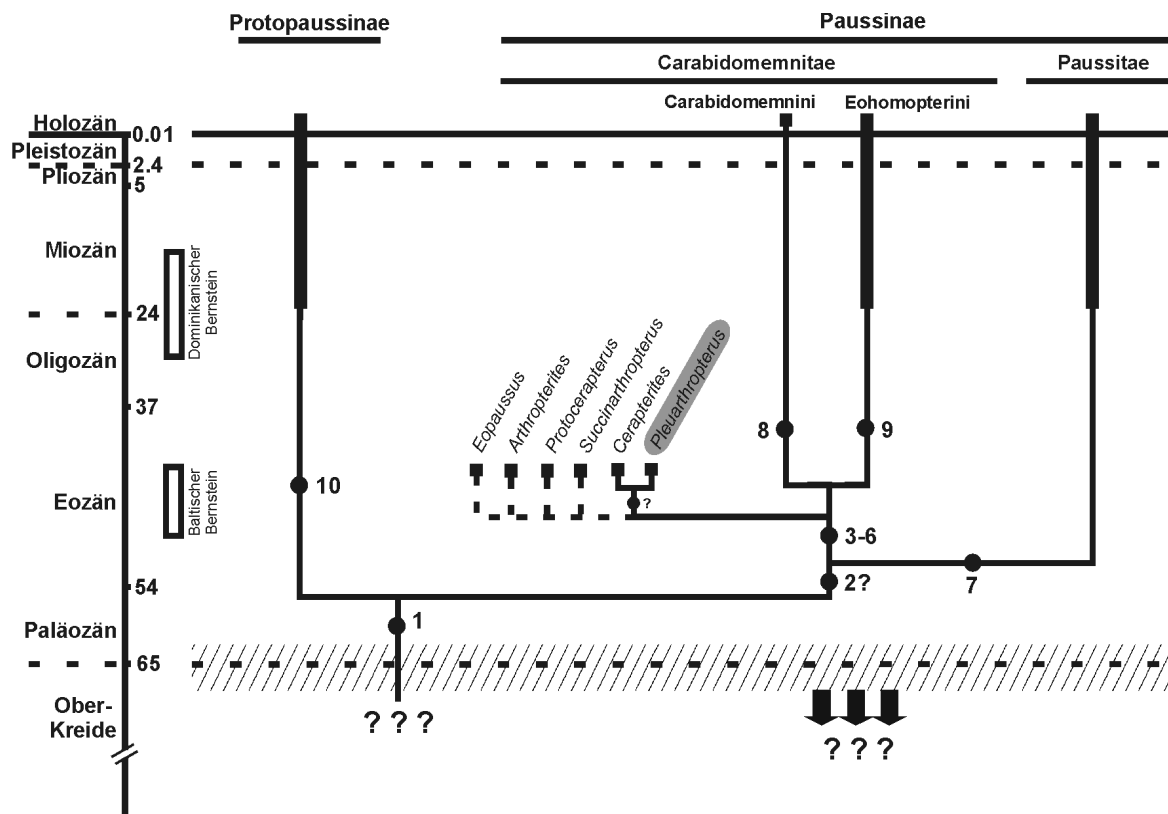


Abb. 39: Phylogenetisches Verwandtschaftsdiagramm der Protopaussinae und Paussinae (nach DARLINGTON 1950; NAGEL 1987b, 1997). Die mögliche phylogenetische Position des Eckfelder Exemplars wird durch den grauen Kasten angezeigt. Der schraffierte Bereich markiert den Zeitpunkt der Anpassung an die eusozial lebenden Formicidae. Wann dies geschehen ist, lässt sich nicht genau belegen. Die Nummern beziehen sich auf die folgenden Apomorphien: 1. Labia klein und ohne auffällige Behaarung; 2. Medianzelle der Hinterflügel +/- dreieckig (*sensu* DARLINGTON 1950); 3. Pedicellus reduziert; 4. Kurze Elytrennaht ("dovetailing"); 5. Vorderhüften weit auseinanderliegend; 6. ungewöhnliches Muster des Prothorax-Trichom-Systems; 7. verdickte Ligula; 8. Vorderhüften konisch vorstehend; 9. Aedeagus nach rechts zeigend; 10. 2. und 3. Tarsalsegment vergrößert. Für die Fossilien aus dem Baltischen Bernstein ist es z.T. schwierig, abgeleitete Merkmale anzugeben (siehe Text). Größtenteils handelt es sich hier nur um typologische Unterschiede, da teilweise jeweils nur ein Exemplar bekannt ist.

nographie über die Paussiden zu dem Schluss: "paussids are just Carabidae with striking adaptations for life with ants". Dort ernähren sie sich vor allem von Ameisen-Larven (ESCHERICH 1907). Dies wird von den Ameisen nur geduldet, weil die Paussiden in den Symphildrüsen ihrer Fühler ein Sekret produzieren, das die Ameisen wiederum als Nahrung nutzen (DUMPERT 1994; GÖSSWALD 1985). Zur Verteidigung, vornehmlich gegen die Wirtsameisen, können sie aus Wehrdrüsen am Abdomenende explosionsartig eine sehr aggressive und heiße Flüssigkeit versprühen (EISNER et al. 1977). Als Wirtsameisen treten vor allem die sozial hoch entwickelten Formicinae und Myrmecinae in Erscheinung, vereinzelt aber auch Angehörige der Dolichoderinae und Ponerinae.

Eindeutige Hinweise auf eine Termitophilie fehlen bislang, obwohl einige Arten bei Termiten gefunden worden sind (LUNA DE CARVALHO 1977). Kurioserweise muss hier erwähnt werden, dass es sich bei den meisten rezenten Fängen um Tiere handelt, die unter Holz, Steinen oder im Gras gefunden wurden. Hierbei überwiegen vor allem männliche Tiere, ein Umstand, auf den bereits REICHENSPERGER (1948) bei seiner Bearbeitung afrikanischer Paussiden hingewiesen hat (vermutlich unternehmen nur die Männchen Schwarmflüge zu bestimmten Jahreszeiten).

Paläoökologie: Über die Myrmekophilie der fossilen Paussiden kann nur spekuliert werden. Jedoch spricht vor allem die habituelle Anpassung [verdickte Beine (mit Ausnahme von *Eopaussus*)],

kompakter Fühlerbau und abgeflachte Körperform] schon der im Bernstein gefundenen Fossilien für eine enge Bindung an das Leben mit Ameisen (NAGEL 1979). Von den fossilen Formen ist bisher nur *Eopaussus* zusammen mit einer Ameise, *Formica flori*, im selben Bernsteinstück gefunden worden (WASMANN 1929). Den Angaben von LARSSON (1978) zufolge, ist *Formica flori*, neben einigen Arten von *Iridomyrmex* (Dolichoderinae) und *Lasius* (Formicinae), die häufigste Ameise im Baltischen Bernstein. Trotzdem müssen Angaben über die Wirtsspezifität der fossilen Formen rein spekulativ bleiben, obwohl die Befunde aus der Begleitfauna bedingte Aussagen über mögliche zoogeographische (siehe Abb. 40) und paläoökologische Beziehungen zulassen (siehe auch Abschnitt zoogeogr. Beziehungen).

WASMANN (1929: 46) berichtete weiterhin von einem Angehörigen der Gattung *Protocerapteris*, die zusammen mit einer Ameisenlarve gefunden wurde. Jedoch war nach der erneuten mechanischen Bearbeitung des Bernsteinstückes die Larve nicht mehr zu sehen (POINAR 1992).

Ähnlich spekulativ müssen Aussagen zum Bombardiervermögen bleiben. Hierüber lassen sich auch nur vage Vermutungen anstellen. Einzige Beobachtungen an fossilen Paussiden finden sich bei WASMANN (1929: 46).

Zoogeographische Beziehungen: Die bislang nur aus dem Baltischen und Dominkanischen Bernstein bekannten Paussiden zeigen, dass ihre heutige Verbreitung möglicherweise nur ein

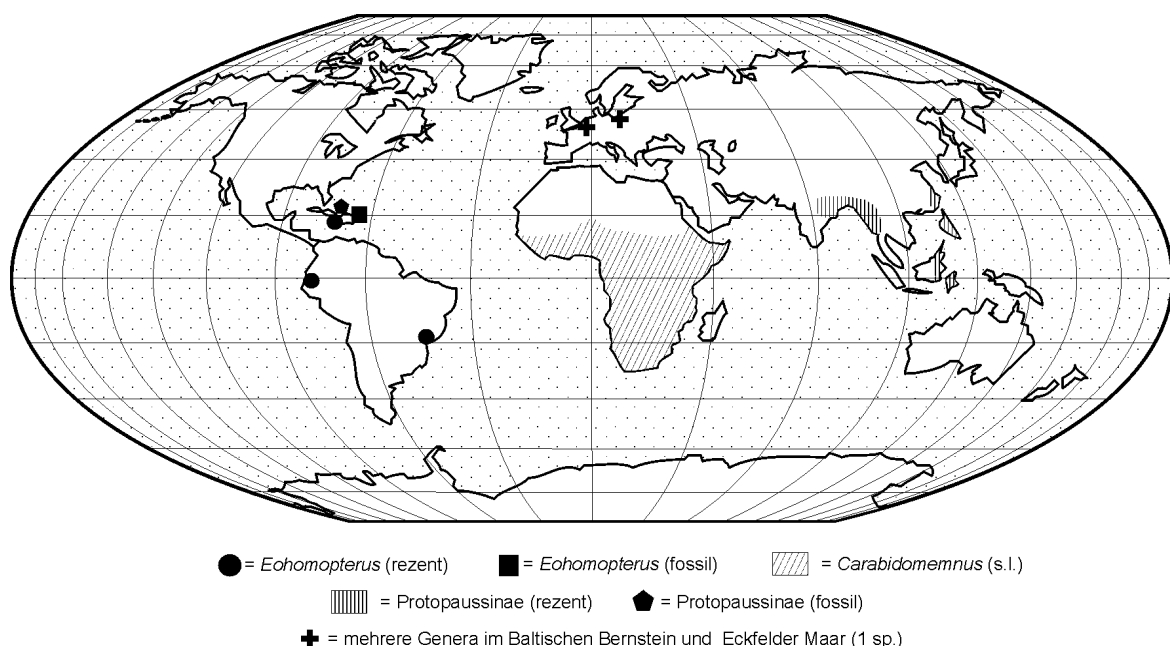


Abb. 40: Verbreitung der rezenten und fossilen Angehörigen der Carabidomemnitae.

Relikt einer größeren Verbreitung während des Tertiär ist (Abb. 40). Da ihre Entwicklung eng an die der Formicidae gekoppelt ist, dürften sich die ersten Stammgruppenvertreter der Paussinae bereits kurz nach dem Auftreten der ersten eusozial lebenden Ameisen in der Ober-Kreide (u.a. GRIMALDI et al. 1997) entwickelt haben. Zu diesem Zeitpunkt war zumindest eine Ausbreitung nach Süd-Amerika, Nord-Amerika oder gar Asien uneingeschränkt möglich (siehe Abb. 6, Kap. 5.1). Fossilfunde aus dieser Zeit liegen bislang aber noch nicht vor. Betrachtet man aber den heutigen Verbreitungsschwerpunkt der Paussiden, so zeigt sich, dass der überwiegende Teil der Gattungen in der Orientalis und Äthiopis zu finden ist, also in Gebieten, die ein überwiegend subtropisches bis tropisches Klima besitzen. Möglicherweise ist hier auch der Ursprung der meisten Arten zu suchen. Bestätigt wird diese Annahme auch durch die Funde von Bernstein-Formiciden, die deutliche biogeographische Bezüge zur Äthiopis und Orientalis aufweisen. So ist z.B. die Gattung *Aphaenogaster* (Myrmicinae) heute auf den indomalyschen Raum beschränkt (DE ANDRADE 1995).

Die Gattungen *Megalopaussus* und *Arthropterus* sind auf die Australis beschränkt, wohingegen *Homopterus* und *Eohomopterus* nur in der Neotropis zu finden sind.

13.2.2 Dytiscidae (Schwimmkäfer) ?

Schwimmkäfer sind in den Sedimenten des Eckfelder Maares bislang nur mit zwei sehr schlecht erhaltenen Funden vertreten. Eine systematische Zuordnung kann nur unter großem Vorbehalt erfolgen. Rezent sind Angehörige der Dytiscidae mit über 3200 Arten weltweit verbreitet (NILSSON & ROUGHLEY 1997). Man findet sie in den verschiedensten Gewässern (Teiche, Seen, Bäche, Flüsse, Brackwasser). Zur Ausbreitung können die flugfähigen Tiere auch größere Strecken überwinden. Die Imagines und Larven leben räuberisch. Im Gegensatz zu den Imagines verdauen die Larven ihre Nahrung extraintestinal. Als spezielle Anpassung an die wasserbezogene Lebensweise können die Schwimmkäfer in einem Hohlraum unter den Flügeldecken Atemluft speichern. Zudem sind die Hinterbeine zu flachen, breiten Schwimmbeinen umgebildet.

Fossil sind Angehörige der Dytiscidae bereits seit dem Jura bekannt. Jedoch sind diese mesozoischen Funde unter Vorbehalt zu betrachten, da sie zum einen schlecht erhalten sind und es sich zum anderen, im Falle von *Angarabus*, nur um eine Larve handelt (CARPENTER 1992). Erste sichere Nachweise stammen aus dem Baltischen Bernstein [2 Imagines und

mehrere Larven!] (WEITSCHAT & WICHARD 1998).

Untersuchtes Material: PE_1990/445, LS; PE_2000/990, LS.

Beschreibung: Bei PE_1990/445, LS handelt es sich um eine isolierte Elytre. Die äußeren Teile der Elytre sind glatt. An der Innenseite sind drei Rippen angedeutet. Die cranialen Enden verlaufen gerade, ansonsten verschmälert sich die Flügeldecke nach distal gleichmäßig.

PE_2000/990, LS ist zwar vollständig erhalten, jedoch sind keine markanten morphologischen Details erkennbar. Insgesamt sind Kopf, Pronotum und Abdomen kompakt zusammenliegend. Ein Scutellum ist nicht zu erkennen. Der Kopf scheint leicht unter das Pronotum gezogen zu sein. Die Komplexaugen sind im Vergleich zur Größe des Kopfes recht groß. Das Pronotum ist eher trapezoidal im Umriss. Die vorderen Ecken sind cranial leicht ausgezogen. Der Hinterrand verläuft gerade. Die Flügeldecken verschmälern sich gleichmäßig.

Bemerkungen: Sowohl Habitus als auch vor allem die Oberflächenstruktur der Flügeldecke sichern eine systematische Zuordnung zur Familie der Dytiscidae. Dennoch bleibt die Bestimmung, anhand von nur einer isolierten Flügeldecke sehr unsicher. Weitere Funde, vor allem mit überlieferten Extremitäten, würden in diesem Fall eine Klärung bringen. Dass Schwimmkäfer im Eckfelder Maar gelebt haben dürften, ist bei der heutigen ökologischen Valenz des Dytiscidae zu erwarten. Das Exemplar PE_2000/990, LS ist zwar vollständig erhalten, doch ist die Erhaltungsqualität schlecht. Nach der Größe und dem allgemeinen Habitus zu urteilen, könnte es sich hierbei auch um einen Angehörigen der Gyrinidae (Taumelkäfer) handeln.

13.3 Polyphaga

Die Polyphaga sind die artenreichste Teilgruppe der Coleoptera. Sie stellen heute weit über 85 % aller bislang bekannten Käfer-Arten. Auch in Eckfeld dominieren Angehörige der Polyphaga gegenüber der Teilgruppen der Archostemata und Adephaga. Insgesamt werden bislang weit über 100 Familien innerhalb der rezenten Polyphaga unterschieden, deren verwandtschaftlichen Beziehungen noch weitgehend unbekannt sind (LAWRENCE & NEWTON 1995). Für die Polyphaga wird eine nähere verwandtschaftliche Beziehung zu der Unter-Ordnung Myxophaga diskutiert (BEUTEL & HAAS 2000). Ähnlich wie bei den Myxophaga ragen die Hinterhüften nicht über das 1. Hinterleibssegment hinaus.

Fossil sind Angehörige der Polyphaga mit einigen ausgestorbenen Familien bereits seit der Trias nachgewiesen (PONOMARENKO 1995). Verstärkt treten sie dann im Ober-Jura auf (BEUTEL 1995). Ab diesem Zeitpunkt nimmt die Diversität innerhalb der Polyphaga rapide zu, und sie stellen hinsichtlich der Arten- und Individuenzahl in den meisten Insekten-Taphozönosen den dominierenden Fossilanteil.

13.3.1 Staphylinidae (Kurzflügler)

Staphyliniden sind durch ihren charakteristischen langgestreckten Habitus und die stark verkürzten Flügeldecken leicht zu identifizieren. Eine weitere systematische Zuordnung von Fossilien zu einer Teilgruppe der Staphyliniden, wird durch die enorme Anzahl der jedoch erschwert. Weltweit sind bislang über 45700 Arten mit mehr als 3000 Gattungen bekannt (HANSEN 1997; SMETANA & HERMAN 2001). Dabei reicht das Größenspektrum von 0,5 mm bis 50 mm. Die Mehrzahl aller Kurzflügler erreicht jedoch Größen von 2-4 mm, was wohl auch mit ein Grund dafür ist, dass Kurzflügler nur selten fossil gefunden werden. In den Sedimenten des Eckfelder Maares sind sie bislang mit 15 Exemplaren vertreten. Insgesamt umfasst die Familie der Staphylinidae (s.l.) 28 Unterfamilien, zu denen seit neuestem auch die die Palpenkäfer (Pselaphinae) gestellt werden (siehe Kap. 13.3.1.1). Die Biologie der meisten Gruppen ist recht gut untersucht. Der Großteil der Kurzflügler lebt im Dung, an Aas, in Pilzen oder der Bodenstreu, wo sich die Larven und Imagines bevorzugt räuberisch ernähren. Nur von wenigen Arten ist bekannt dass sie sich phytophag bis mykophag ernähren (CROWSON 1981). Manche Staphylinidae leben als Imagines in den Nestern von Ameisen, Termiten und sogar Vögeln leben (HANSEN 1997). einige Arten zeigen dabei Anpassungen an eine myrmekophile Lebensweise.

Die Erhaltung des Eckfelder Materials ist insgesamt nicht sehr gut, so dass für die meisten Fossilien keine nähere systematische Zuordnung erfolgen kann. Fossil sind die Staphylinidae (*sensu* LAWRENCE & NEWTON 1995) seit dem Mesozoikum bekannt. Sie sind aus den jurassischen Ablagerungen von Karatau mit mindestens zehn Gattungen beschrieben worden, die womöglich alle in die altertümliche Gruppe der Omaliinae zu stellen sind (TIKHOMIROVA 1968; LIN 1976).

Staphylinidae gen. et sp. indet.
(Abb. 41)

Untersuchtes Material: PE_1997/49 a+b, LS (nahezu vollständiges Exemplar), PE_1994/193

a+b, LS, PE_1990/772 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 9,31; Kopf (Länge/Breite) 1,35/0,94; Pronotum (Länge/Breite) 1,35/1,2; Elytre (Länge/Breite) 1,62/0,94; Scutellumlänge 0,27; Tergite (I-VI) 0,6, 0,6, 0,67, 0,67, 0,8, 0,8.

Beschreibung: PE_1997/49 a+b, LS ist nahezu vollständig erhalten. und zeigt die Dorsalseite. Kopf und Pronotum sind langgestreckt, oval und glatt. Das Scutellum ist breit und läuft nach ca. zwei Drittel seiner Länge mäßig spitz zusammen. Die Elytren sind annähernd rechteckig im Umriss. Die Oberflächen sind mit wenigen Haaren besetzt. Auffällig ist hier vor allem die Farberhaltung. Im zentralen Bereich sind die Elytren rötlich-metallisch gefärbt. Zu den Rändern hin wechselt die Farbe zu einem eher blau-metallischem Ton. Ansatzweise scheinen der Kopf und das Pronotum ähnlich gefärbt zu sein. Die Hinterflügel liegen lateral des Tieres und sind nur noch relikitär erhalten. Vom Abdomen sind insgesamt sieben Tergite sichtbar, die alle nahezu die gleiche Größe haben. Am Ende des siebten Tergites finden sich andeutungsweise Reste möglicher Cerci.

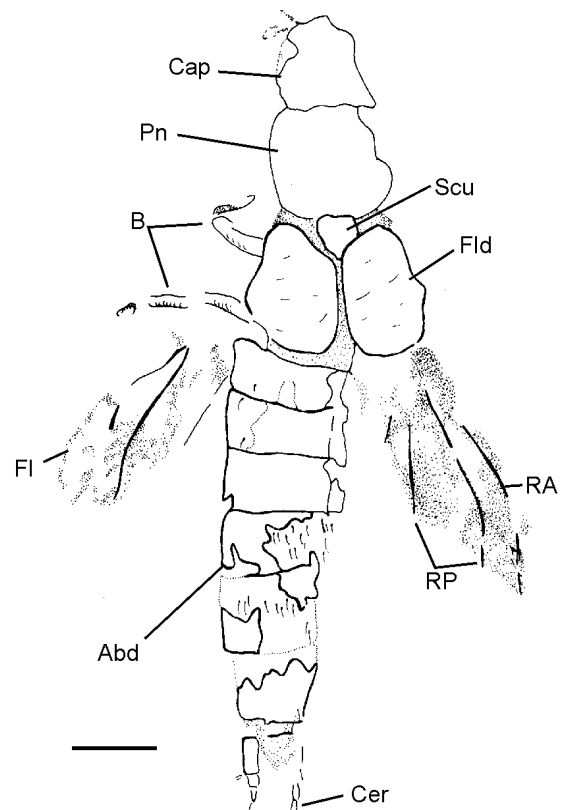


Abb. 41: Staphylinidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar (PE_1997/49 a+b, LS); M = 1 mm.

An den Stellen, an denen die Tergite und Sternite beim Spalten abgerissen sind, lässt sich die starke Behaarung des Abdomen erkennen. Reste der rechten Extremitäten sind erhalten, zeigen aber keine systematisch verwertbaren Strukturen.

Bemerkungen: Eine genaue systematische Zuordnung erlaubt der Fund nicht, da viele relevante Details nicht erkennbar sind. Jedoch scheinen sich bei PE_1997/49 a+b, LS die Flügeldecken **nicht** zu überlappen, was nach dem Bestimmungsschlüssel von SMETANA (1985) für eine Zugehörigkeit zur Unterfamilie **Staphylininae** ist. Unterstützt wird dieser Befund durch den Gesamthabitus (Größe, starke Behaarung, metallische Färbung der Elytren und des Pronotum).

13.3.1.1 Pselaphinae (Palpenkäfer)

Die Palpenkäfer werden erst seit kurzem als Unterfamilie der Staphylinidae geführt (NEWTON & THAYER 1995). Hier stehen sie der sehr altertümlichen "Omaliine"-Gruppe (Glypholomatinae - Pselaphinae) sehr nahe (HANSEN 1997). Insgesamt umfassen die rezenten Pselaphiden derzeit über 8000 Arten, die vornehmlich in den Tropen zu finden sind. Im Eckfelder Material sind sie bislang mit sieben Exemplaren vertreten, die aufgrund ihres Habitus eine relativ sichere systematische Zuordnung

zu den Pselaphinae zulassen.

Die meisten Imagines und Larven der Pselaphinae leben in der Bodestreue, wo sie sich überwiegend von Springschwänzen, Milben und anderen kleinen Arthropoden ernähren. Einige Angehörige leben ausschließlich in Ameisennestern.

Die ältesten Fossilnachweise stammen bislang aus dem Baltischen Bernstein. Dort sind sie artenreich vertreten (FRANZ 1976).

Pselaphinae gen. et sp. indet.

(Abb. 42, Taf. 7, Fig. e)

Untersuchtes Material: PE_1992/330 a+b, LS; PE_1992/582 a+b, LS; PE_2000/987 a+b, LS; PE_2000/988 a+b, LS; PE_2000/989 a+b, LS; PE_2000/1984, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 2,56; Kopfbreite 0,54; Antennenlänge 1,4; Scapus 0,67; Pronotum (Länge/Breite) 0,67/0,63; Elytrenlänge 1,36?; Sternite (I-IV) 0,27, 0,27, 0,27, 0,27.

Beschreibung: Die untersuchten Käfer sind alle nahezu vollständig erhalten. Auffällig ist vor allem die 11-gliedrige **Antenne**. Das erste Antennenglied ist stark verlängert, die folgenden sind annähernd filiform. Das letzte Glied hingegen ist verlängert und

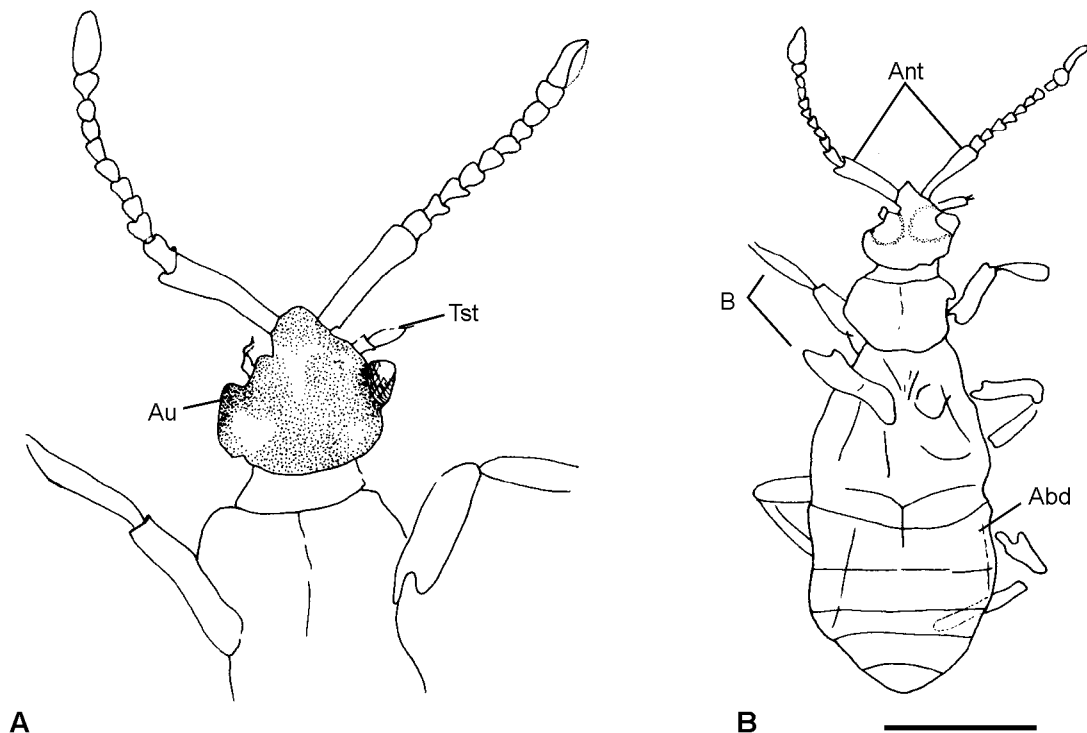


Abb. 42: Pselaphinae gen. et sp. indet.; A: Detail des Kopf- und Thoraxbereiches; B: vollständiges Exemplar in dorsoventraler Lage (PE_2000/987 a+b, LS); M = 1 mm.

gekeult. Der **Kopf** ist dreieckig im Umriss. Ocellen sind nicht zu erkennen. Die **Maxillipalpen** sind bei PE_2000/987 a+b, LS nur relikitär erhalten. Das erste Glied ist ca. halb so lang wie das zweite. Insgesamt erscheint der Taster 3-gliedrig. Das **Pronotum** ist relativ klein und rechteckig im Umriss. Am **Abdomen** sind fünf Sternite deutlich zu erkennen. Die **Elytren** scheinen stark verkürzt zu sein (sie reichen bis zum 1. Sternit). Die **Extremitäten** sind in den meisten Fällen nur noch schwach erhalten.

Bemerkungen: Eine genauere systematische Zuordnung der Funde ist schwierig, da wichtige morphologische Details, wie z.B. die Form der Maxillipalpen oder die Ausbildung der Tarsalglieder, nicht oder nur schlecht erhalten sind. Eine Zugehörigkeit zu den Clavigeritae (*sensu* NEWTON & THAYER 1995) kann aufgrund der 11-gliedrigen Antenne ausgeschlossen werden. Bei den symphilen Arten sind die Maxillipalpen und die Antennen stark reduziert.

13.3.2 Lucanidae (Hirschkäfer)

Die Lucaniden gehören, vor allem wegen ihrer bei den Männchen häufig charakteristisch geweihartig verlängerten Mandibeln, mit zu den beeindruckendsten Insekten. Es gibt allerdings auch sehr viele Arten, bei denen die Mandibeln der Männchen nicht verlängert sind. Bei den Männchen ist die Entwicklung der Mandibeln normalerweise allometrisch gesteuert, d. h. die Größe der Mandibeln ist zur Größe des Körpers proportional.

Die Familie Lucanidae wurde lange als eine der ursprünglichsten Gruppen innerhalb der Scarabaeoidea betrachtet (u.a. CROWSON 1967). Allgemeinen werden die Lucanidae heute als eine doch fortschrittliche Gruppe gesehen (LAWRENCE & NEWTON 1995), die sich im Vergleich zu "primitiven" Angehörigen der Scarabaeoidea, z.B. den Glaresidae, durch eine Vielzahl von apomorphen Merkmalen auszeichnet.

Weltweit sind ungefähr 800 Arten (MIZUNUMA & NAGAI 1994) bekannt. Ihre Hauptverbreitung haben sie in Asien und den angrenzenden Gebieten. Die Biologie der Lucaniden ist recht gut bekannt. Die Imagines leben in verrottendem Holz und besiedeln vorzugsweise laubwechselnde Waldhabitate. Von einigen Arten ist aber auch bekannt, dass sie sich von Baumsäften ernähren (SCHOLTZ & CHOWN 1995). Die Larven entwickeln sich unter der Rinde von Bäumen oder ernähren sich von verrottendem Holz.

Fossil sind die Lucanidae bislang nur mit wenigen Arten bekannt, die allesamt aus tertiärzeitlichen Ab-

lagerungen stammen (siehe Tab. 2). Besonders spektakuläre und sehr farbenprächige Funde liegen aus der Grube Messel vor (CHALUMEAU & BROCHIER 2001; LUTZ 1990; TRÖSTER 1992b).

Lucanidae gen. et sp. indet.
(Abb. 43)

Untersuchtes Material: PE_2000/1176 a+b, LS; PE_2000/1175 a+b, LS; PE_1993/276 a+b, LS; PE_1992/362, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 16,33; Pronotumlänge / -breite 4,05 / 6,07; Elytrenlänge 10,39.

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare sind zylindrisch bis subzylindrisch im Habitus. Bei allen Funden (außer PE_1993/276 a+b, LS) sind die Mandibeln kurz und kräftig entwickelt. An der Innenseite tragen sie vermutlich zwei kleine Zähne. Der Kopf ist annähernd so groß wie das Pronotum. Dieses ist craniad leicht eingebuchtet und wird von einem Wulst umgeben. Ansonsten ist das Pronotum ungefähr so lang wie breit. Die Vorderecken sind leicht vorgezogen. Der Hinterrand verläuft gerade.

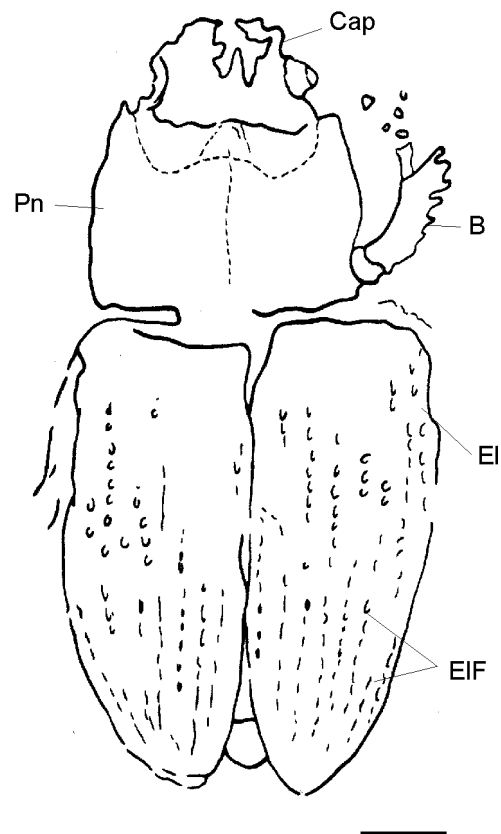


Abb. 43: Lucanidae gen. et sp. indet.; vollständiges Exemplar in dorsoventraler Lage (PE_ 1993/276 a+b, LS); M = 1 mm.

Tab. 2: Übersicht über die bislang bekannten fossilen Angehörigen der Lucanidae (Zusammenstellung im wesentlichen nach MIZUNUMA & NAGAI 1994).

Taxa	Alter / Lokalität	Referenz
<i>Dorcus primigenius</i>	Miozän (Böhmen)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)
<i>Ceruchites hahnei</i>	Ober-Oligozän (Rott)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)
<i>Ceruchus fuchsii</i>	Ober-Eozän (Florissant)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)
<i>Lucanus fossilis</i>	Ober-Eozän (Florissant)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)
Lucanidae gen. et sp. indet.	Mittel-Eozän (Eckfeld)	diese Arbeit
<i>Protognathus spielbergi</i>	Mittel-Eozän (Messel)	CHALUMEAU & BROCHIER (2001)
<i>Paleognathus succini</i>	Eozän (Baltischer Bernstein)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)
<i>Platycerus berendtii</i>	Eozän (Baltischer Bernstein)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)
<i>Platycerus sepultus</i>	Tertiär (?)	MIZUNUMA & NAGAI (1994)

Auf der Oberfläche ist es unregelmäßig gepunktet. Die Elytren bedecken das gesamte Abdomen. Die Flügeldecken klaffen distal etwas auseinander, so dass die letzten Abdominaltergite sichtbar sind. Es sind insgesamt neun Elytren-Längsfurchen vorhanden, die mit Gruben besetzt sind. Die jeweiligen Grubendurchmesser scheinen zum Rand hin geringfügig abzunehmen. Die Vordertibien sind an der Außenkante mit mehreren Zähnen besetzt.

Bemerkungen: Der charakteristische subzylindrische Habitus mit den kurzen, aber kräftigen Mandibeln, dem vorne leicht eingebuchteten Pronotum und den kräftig bezahnten Tibien erlaubt eine relativ sichere systematische Zuordnung zu den der Lucanidae. Hier kommen vor allem die Unter-Familien **Lucaninae** und **Syndesinae** in Frage. Unter den Syndesinae zeigt die Gattung *Sinodendron* SCHNEIDER die größten habituellen Übereinstimmungen mit dem Fossilmaterial. Die Gattung kommt heute holarktisch vor. Sowohl Larven als auch Imagines leben in morschem Holz (LAWRENCE et al. 1999). Gleiches gilt für Angehörige der Tribus Platycerini (Lucaninae), die habituell gewisse Ähnlichkeiten mit den Eckfelder Fossilien haben. Für eine genauere Bestimmung wäre aber die Ausbildung der Antennen von größter Bedeutung.

13.3.3 Geotrupidae (Mistkäfer)

Die Familie Geotrupidae umfasst heute weltweit 68 Gattungen und ungefähr 620 Arten (SCHOLTZ & BROWNE 1996). Die Unterschiede in der Morphologie, sowohl der Imagines als auch der Larven, hat zu verschiedenen Meinungen bezüglich der Klassifizierung, Entwicklung und Monophylie der Geotrupidae und der ihnen angehörigen Gattungen geführt. Es gibt Hinweise, dass die Geotrupidae in zwei

Groß-Gruppen geteilt werden können. Die erste schließt die Bolboceratinae und Athyreinae mit ein. Die zweite die Geotrupinae, Taurocerastinae und Lethrinae. SCHOLTZ & BROWNE (1996) betrachten die Geotrupidae als eine Unter-Familie der Scarabaeidae. Ich folge hier der Ansicht von LAWRENCE & NEWTON (1995), die die Geotrupidae als eigenständige Familie innerhalb der Scarabaeoidea sehen.

Angehörige der Geotrupidae sind überwiegend coprophag und legen mehrere Dezimeter lange unterirdische Gänge an, die sie mit Dung füllen. Hier erfolgt die Eiablage und Larvalentwicklung (CROWSON 1981).

Über das Alter der Geotrupidae gibt es keine genauen Hinweise. Nach SCHOLTZ & CHOWN (1995) reichen sie bis in die Unter-Kreide (Lokalität in China) zurück. ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) setzen für diese Gruppe lediglich ein Alter von 35-25 Ma (Oligozän) an. Aus Eckfeld liegen bislang drei Funde vor, die habituell mit Angehörigen der Geotrupinae gut übereinstimmen. Damit wären dies die ältesten Funde von Geotrupiden.

Untersuchtes Material: PE_1992/411 a+b, LS; PE_1990/1016 a+b, LS; PE_1990/1003 a+b, LS.

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare sind oval bis kugelig im Habitus. Labrum und Mandibeln sind von dorsal sichtbar und werden nicht vom Clypeus abgedeckt. Das Pronotum ist groß und gewölbt. Der Vorderrand ist leicht eingebuchtet. Der Hinterrand verläuft gerade. Vermutlich handelt es sich bei PE_1992/411 a+b, LS um ein Männchen, da es nahe des Pronotum-Vorderrandes kleine Höcker und Vertiefungen zeigt. Die Elytren bedecken

das ganze Abdomen. Oberflächenstrukturen sind nicht erhalten. Ebenso fehlen die Extremitäten.

Bemerkungen: Der charakteristische ovale bis kugelige Habitus mit stark gewölbten Flügeldecken und von oben deutlich sichtbaren Mandibeln, erlaubt eine relativ sichere systematische Zuordnung zu Angehörigen der Geotrupidae, speziell der Unter-Familie Geotrupinae. Eine weitere systematische Zuordnung kann aufgrund fehlender Merkmale, besonders der Extremitäten und der Elytrenoberfläche, nicht erfolgen.

13.3.4 Scarabaeidae (Dung-, Rosen-, Maikäfer)

Die Familie Scarabaeidae umfasst mit über 30000 Arten ungefähr 91 % der Über-Familie Scarabaeoidea. Innerhalb der Scarabaeidae sind die Aphodiinae und Scarabaeinae mit ca. 7000 bislang bekannten Arten die artenreichsten Unter-Familien. Die Unter-Familien Aclopininae, Orphninae, Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae, Allidiostomatinae, Cetoniinae, Trichiinae und Valginae stellen mit etwa 21000 Arten rund 75 % aller Taxa der Scarabaeidae. Ungefähr 600 Gattungen der Scarabaeidae sind weltweit verbreitet (RATCLIFFE & JAMESON 2001). Die Biologie und Systematik der Scarabaeidae ist recht gut untersucht. Lediglich bei manchen Taxa ist aufgrund ungenügender Bearbeitung die Biologie und systematische Position noch ungenügend bekannt. Intensive Bemühungen in den letzten Jahren (u.a. JAMESON 1997; SCHOLTZ & CHOWN 1995; RATCLIFFE & JAMESON 2001) schließen diese Lücken allmählich. Die meisten Angehörigen der Scarabaeidae ernähren sich von Mist, Aas, Pilzen, Blütenstaub, Früchten oder Wurzeln. Einige Scarabaeidae leben auch in den Nestern von Ameisen (myrmecophil), in den Nestern von Termiten (termitophil) oder in den Nestern von Nagetieren oder Vögeln (CROWSON 1981; SCHOLTZ & CHOWN 1995).

Der wahrscheinlich älteste Angehörige der Scarabaeidae ist *Aphodiites* aus dem Unter-Jura der Schweiz (SCHOLTZ & CHOWN 1995). Aus der Kreide liegen bislang keinerlei fossile Scarabaeidae vor. Dagegen sind sie in tertiärzeitlichen Ablagerungen relativ häufig zu finden. Hier sind vor allem die Funde aus dem Baltischen und Dominikanischen Bernstein zu nennen. Vereinzelt sind Angehörige der Scarabaeidae auch aus dem London Clay, dem Eozän der USA, dem Geiseltal und Messel gemeldet worden, die allesamt rezenten Taxa zugeordnet werden konnten (BRITTON 1960; HAUPT 1950; LUTZ 1990; SCUDDER 1890). Im Eckfelder Maar sind die Scarabaeidae mit bislang 189 geborgenen Fossilien die vierthäufigste Käfer-Familie. Insgesamt können sechs von den bislang elf bekannten Unter-Familien im Eckfelder Material nachgewiesen werden. Für die Unter-Familien Aclopininae, Rutelinae und Cetoniinae ist es jeweils der bislang älteste Fossilnachweis.

13.3.4.1 Aclopininae

Die Aclopininae sind eine sehr kleine Gruppe innerhalb der Scarabaeidae, deren Status umstritten ist. Ich folge hier LAWRENCE & NEWTON (1995), die die Aclopininae als separate Unter-Familie innerhalb der Scarabaeidae betrachten. Über ihre Biologie und Lebensweise ist bislang sehr wenig bekannt. Vermutlich verbringen sie einen Großteil ihres Lebens im Boden. Larven sind noch nicht beschrieben worden (LAWRENCE & BRITTON 1991).

Die Unter-Familie umfasst derzeit vier Gattungen und 19 Arten, die vornehmlich im nördlichen Australien, auf Borneo und in Süd-Amerika verbreitet sind (ALLSOPP 1983).

Untersuchtes Material: PE_1990/960, LS.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist sehr unvollständig erhalten und zeigt die Ventralseite. Kopf und Pronotum sind nicht erhalten. Die apikalen Bereiche des Abdomen sind nur sehr unmerklich erhalten. Das Mesosternum ist ungefähr doppelt so lang wie breit und mit kleinen Grübchen skulptiert. Das Metasternum ist deutlich länger als die Abdominalsternite. Die Oberfläche ist ebenfalls mit Grübchen besetzt. Die Metacoxae liegen transvers. Konstitutives Merkmal sind aber die extrem verlängerten hinteren Tarsalglieder, die ungefähr die Länge des gesamten Tieres erreichen. Apikal sind die jeweiligen Tarsalglieder mit langen Dornen besetzt.

Bemerkungen: Eine eindeutige Bestimmung ist aufgrund der fragmentarischen Erhaltung nicht möglich. Die extrem verlängerten hinteren Tarsalglieder machen eine Zugehörigkeit zu den Aclopininae aber sehr wahrscheinlich. Weitere und besser erhaltene Funde könnten hier in Zukunft zu einer genaueren Bestimmung beitragen. Solange ist die hier getroffene Zuordnung unter großem Vorbehalt zu betrachten.

13.3.4.2 Aphodiinae (Dungkäfer)

Die Aphodiinae sind mit bislang 98 geborgenen Fossilien das individuenreichste Taxon der Scarabaeidae im Eckfelder Material. Ihre größte Verbrei-

tung haben sie heute mit ca. 350 Arten in der Neotropis (RATCLIFFE & JAMESON 2001). Fossil ist diese Gruppe bereits im Eozän zahlreich vertreten (London Clay und Baltischer Bernstein) (SCHOLTZ & CHOWN 1995). Jedoch ist die systematische Zugehörigkeit der Funde aus dem Baltischen Bernstein sehr unsicher (SPAHR 1981).

Der größte Teil der Aphodiinae ist saprophag, d.h. sie sind spezialisierte Pflanzenfresser, die sich von pflanzlichen Nahrungsstoffen ernähren, die nach der Verdauung durch andere Organismen noch übriggeblieben sind. Die Larven ernähren sich ebenfalls von Exkrementen von phytophagen Säugetieren, die von den Käfern vergraben werden. Einige Arten sind detritivor, d.h. sie ernähren sich von sich zersetzenden Pflanzenstoffen (CROWSON 1981).

Aphodiinae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 44, Taf. 7, Fig. f)

Maße (in mm): Gesamtlänge 4,45; Pronotumlänge/-breite 1,08 / 1,89; Elytrenlänge/-breite 2,7 / 1,08.

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare sind meist artikuliert. Am häufigsten fehlen die Bei-

ne, oder sie sind unter dem Körper gewinkelt angezogen. Die Vorderkante des Kopfes ist schwach konvex vorgezogen. Die Bereiche der Genae (Wangenregion), die direkt über den Augen liegen, sind weggebrochen, so dass der Kopf einen "pilzförmigen" Umriss hat. Das Pronotum ist mehr oder minder rechteckig. Der Vorderrand verläuft gerade, und die Ecken sind ein wenig vorgezogen. Der Hinterrand ist schwach konvex gebogen. Die Oberfläche ist, vergleichbar mit der des Kopfes, mit kleinen Grübchen besetzt, die aber apikal größer werden. Die Elytren sind länglich-oval im Umriss und werden hinter den Metacoxae kontinuierlich schmaler, so dass der Hinterrand nur halb so lang wie der Vorderrand ist. Die Oberfläche ist bis auf sieben schmalen Punktstreifen glatt. Die Vordertibien sind apikal deutlich schaufelartig verbreitert und tragen drei Zähne.

Die laterale Begrenzung des Mesosternum ist nicht deutlich erhalten. Genauso verhält es sich mit dem Übergang zum Metasternum. Das Metasternum stehen weit zwischen die Mesocoxae, ist aber disdad median geteilt. Die Mesocoxae stehen nahezu senkrecht. Die Metacoxae liegen leicht V-förmig, horizontal verstellt. Das Metepisternum ist dreieckig im Umriss und beginnt ungefähr auf Höhe der Mesoco-

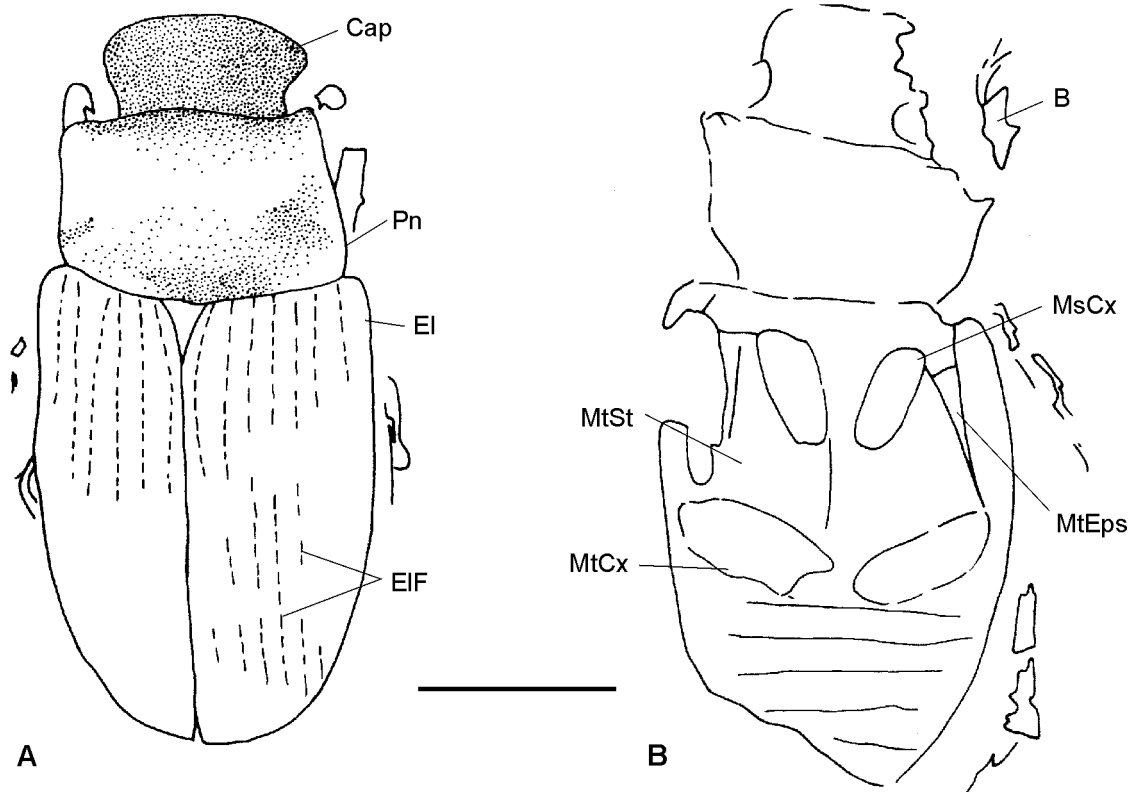


Abb. 44: Aphodiinae gen. et sp. indet. 1; A: nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_2000/580 a+b, LS; B: nahezu vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_2000/578, LS); M = 1 mm.

xae und endet kurz vor den Metacoxae. Vom Abdomen sind sechs Sternite erkennbar.

Bemerkungen: Die 55 Exemplare sind sich habituell sehr ähnlich, so dass es sich hier vermutlich um eine Art handelt. Speziell die Morphologie des Kopfes und der Elytren erinnern an Angehörige der Aphodiinae. Die Gattung *Aphodius* ILLIGER, die mit ca. 60 Arten die größte Gruppe innerhalb der Aphodiinae stellt, unterscheidet sich habituell von den Eckfelder Exemplaren, da sie zehn Punktstreifen auf den Elytren tragen. In Bezug auf die Elytrenstruktur ergeben sich Übereinstimmungen mit Angehörigen der Gattung *Acrossidius* (HOPE). Bei ihnen ist auch nicht, im Gegensatz zu vielen Angehörigen der Aphodiinae, das Pronotum mit Längsrünzeln versehen (LAWRENCE et al. 1999).

Aphodiinae gen. et sp. indet. 2
(Abb. 45, Taf. 7, Fig. h)

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,02; Pronotumlänge/-breite 1,21 / 2,7; Elytrenlänge/-breite 5,4 / 1,89.

Beschreibung: Der Kopfvorderrand ist stark konvex gebogen, und der Hinterrand ist nahezu so breit wie das Pronotum. Dieses ist rechteckig im Umriss. Die Vorderwinkel sind deutlich ausgezogen und die Seitenkanten konvex ausgebuchtet. Die Elytren sind langgestreckt; verjüngen sich ungefähr ab

der Höhe der Hinterbeine kontinuierlich und ragen deutlich über das Abdomen hinaus. Die Flügeldeckennaht klafft distal ein wenig auseinander. Dies lässt vermuten, dass die Flügeldecken vor der Einbettung nur wenig gewölbt waren. Die Oberfläche der Elytren ist glatt. Lediglich distal, im Bereich der Flügeldeckennaht, sind kleine Gruben erkennbar. Wie die Vorderbeine, so sind auch die Hinterbeine stark verdickt und mit mehreren Zähnen besetzt. An der Kopfunterseite sind bei PE_2000/605, LS neben den angedeuteten Augen noch Reste der Antennen zu erkennen, deren letztes Glied pectinat entwickelt zu sein scheint. Die Ventralseite ist ähnlich der von Aphodiinae gen. et sp. indet. 1 (siehe Abb. 45A) ausgebildet. Nur das Metepisternum läuft nicht so spitz zu, und das Mesosternum ist an seiner Hinterkante deutlich sigmoidal geschwungen und umschließt die Mesocoxae bis zu Hälfte.

Bemerkungen: Die vorliegenden 41 Exemplare sind den Aphodiinae gen. et sp. indet. 1 habituell sehr ähnlich, weshalb sie vorläufig unter Vorbehalt zu den Aphodiinae gestellt werden. Sie unterscheiden sich vor allem in der Oberflächenstruktur der Elytren und der Bedornung der Hinterbeine von den Angehörigen der Aphodiinae gen. et sp. indet. 1.

Aphodiinae gen. et sp. indet. 3

Untersuchtes Material: PE_2000/593, LS; PE_2000/592 a+b, LS.

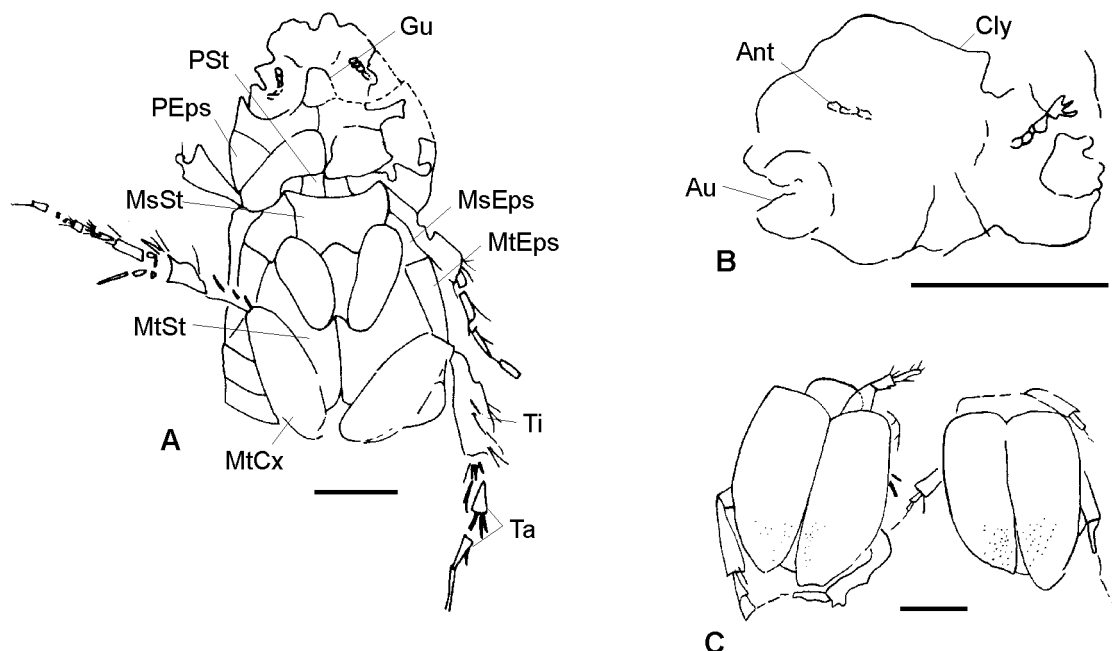


Abb. 45: Aphodiinae gen. et sp. indet. 2; A: nahezu vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_1994/136 a+b, LS); B: Detail der Kopf-Unterseite (PE_2000/605, LS); M = 1 mm; C: Abdomen von zwei Exemplaren, die dicht beieinander eingebettet wurden (PE_1994/45 a+b, LS); M = 2 mm.

Beschreibung: Die beiden Exemplare sind sehr unvollständig. Es handelt sich um sehr kleinwüchsige Angehörige der Scarabaeidae. Das Pronotum ist ungefähr so breit wie lang und lateral leicht nach außen gebogen. Bei PE_2000/593, LS sind aber vor allem die Elytren gut erhalten. Sie sind länglich-oval. Die Hinterenden sind distal leicht gerundet. Die Schultern sind im Bereich des Pronotum V-förmig eingebuchtet. Die Oberfläche trägt acht deutlich erkennbare Grubenreihen, die alle parallel in den Hinterrand enden. Alle Grubenreihen sind tief eingesenkt und werden von quadratischen bis rechteckigen Gruben gebildet, die zum Apex hin größer werden. Die bei PE_2000/592 a+b, LS erkennbaren Femora sind kurz und basal etwas verdickt.

Bemerkungen: Die beiden vorliegenden Exemplare zeigen große habituelle Übereinstimmungen mit Angehörigen der Tribus Aphodiini insbesondere mit der Gattung *Saprus* BLACKBURN. Die Gattung ist heute nur noch in Tasmanien und an der Ost-Küste Australiens verbreitet. Über die Lebensweise der adulten Tiere ist wenig bekannt. Einige Exemplare wurden unter der Rinde von Bäumen gefunden. Die Larvalstadien sind bislang noch unbekannt (LAWRENCE & BRITTON 1991).

13.3.4.3 Scarabaeinae

Die Scarabaeinae wurden von CAMBEFORT (1991) in 12 Tribus eingeteilt, von denen zehn in der "Neuen Welt" und zwei in der "Alten Welt" (Gymnopleurini und Scarabaeini) vertreten sind. Obgleich der überwiegende Anteil der Arten sich coprophag ernährt, gibt es auch manche Taxa, die Aas, Pilze, Früchte und anderes Pflanzenmaterial bevorzugen. Die Weltfauna schließt heute mehr als 5000 beschriebene Arten in 234 Gattungen ein. Davon können mehr als 1800 Arten allein der Gattung *Onthophagus* LATREILLE zugeordnet werden.

Fossil ist diese Gruppe, wie die meisten "modernen" Scarabaeoidea bereits seit dem frühen Tertiär bekannt. Artenreich sind sie aus dem Baltischen Bernstein beschrieben worden (SPAHR 1981). Erste fossile Kotballen sind aus dem unteren Oligozän von Chile bekannt (SCHOLTZ & CHOWN 1995). Aus dem Eckfelder Maar liegen derzeit zehn Funde vor, die den Scarabaeinae zugeordnet werden können.

Beschreibung: Bei den vorliegenden Exemplaren handelt es sich um recht kleinwüchsige Tiere. Von der Dorsalseite sind sie merkmalsarm. Die Oberfläche von Kopf, Pronotum und den Elytren ist mit feinen, dichtstehenden Grübchen besetzt. Das Scutellum ist nicht zu erkennen. Auf der Ventralsei-

te werden die vorderen Abdominalsternite zur Mitte hin immer schmaler. Die Länge aller Sternite ist deutlich kürzer als die des Metasternum.

Bemerkungen: Der auffällige Verlauf der Abdominalsternite mit der Verjüngung zur Mitte ist nach RATCLIFFE & JAMESON (2001) typisch für Angehörige der Scarabaeinae. Eine genauere Bestimmung lässt das Material jedoch nicht zu.

13.3.4.4 Melolonthinae (Maikäfer)

Die Melolonthinae sind eine der größten Unterfamilien innerhalb der Scarabaeidae. Sie sind mit ca. 750 Gattungen und 11000 Arten nahezu weltweit verbreitet (HOUSTON & WIER 1992). Die erwachsenen Tiere können eine Größe von bis zu 58 mm erreichen. Obwohl die Tiere aufgrund ihrer Größe und der oft auch auffälligen Färbung schon überwiegend beschrieben worden sind, ist die systematische Stellung vieler Tribus und Gattungen innerhalb der Melolonthinae noch weit von einer Klärung entfernt (RATCLIFFE & JAMESON 2001). Die Imagines und Larven ernähren sich überwiegend phytophag.

Fossil sind Angehörige der Melolonthinae aus einer Vielzahl von tertiärzeitlichen Fundstellen bekannt. Hier sind vor allem der Baltische Bernstein (SPAHR 1981) und die Braunkohle-Ablagerungen aus dem Geiseltal zu nennen (HAUPT 1950). Auch aus der Grube Messel meldet LUTZ (1990) mehrere Funde, die er in die nähere Verwandtschaft der Melolonthinae stellt. Aus Eckfeld liegen bislang 21 Funde vor, die vermutlich drei verschiedene Arten repräsentieren.

Melolonthinae gen. et sp. indet.
(Abb. 46, Taf. 8, Fig. a)

Beschreibung: Die Erhaltung der vorliegenden Funde ist nicht sehr gut. Häufig sind die Körper nur noch bruchstückhaft erhalten und z.T. stark pyritisiert. Der Gesamthabitus der meisten Exemplare ist länglich bis oval. Die Oberflächenstruktur besteht überwiegend aus dicht nebeneinanderliegenden Gruben. Bei PE_1994/138 a+b, LS sind die Antennen komplett erhalten. Sie bestehen aus zehn Segmenten, wobei die letzten drei Glieder fächerförmig entwickelt sind und dicht beieinander liegen. Das erste Antennenglied ist ca. so lang wie die drei nachfolgenden Glieder zusammen. Es ist tonnenförmig und die Seitenkanten sind etwas ausgebuchtet. Die nachfolgenden Antennenglieder sind halb so breit wie das erste. Das siebte Glied weicht im Bau von den anderen ab, da es distal ca. doppelt so breit ist wie an seiner Basis. Leicht abgewinkelt setzen dort

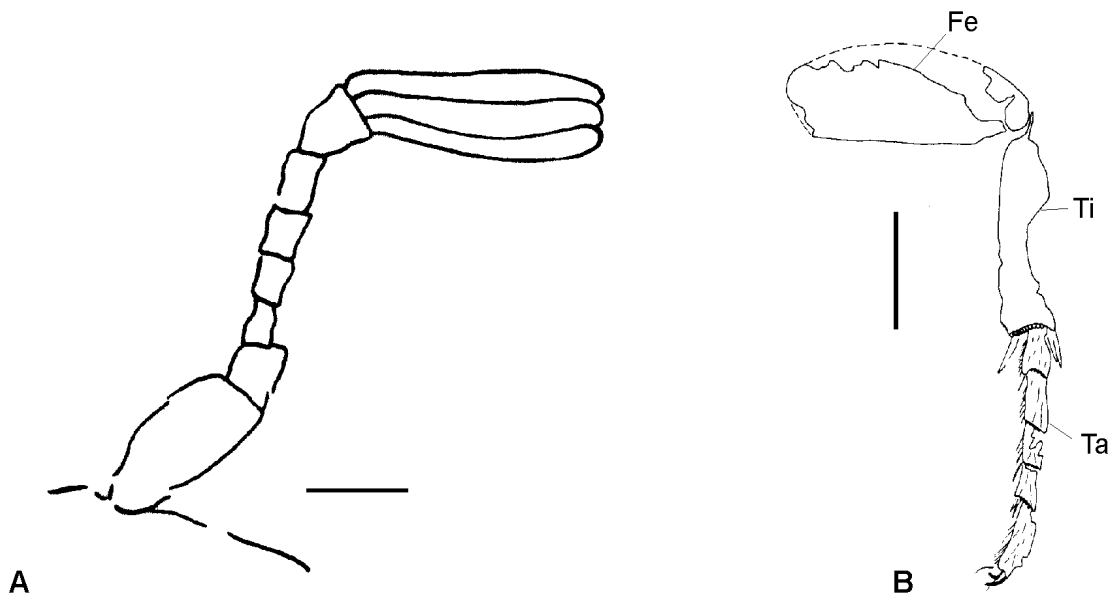


Abb. 46: Melolonthinae gen. et sp. indet.; A: Detail-Ansicht der Antenne (PE_1994/138 a+b, LS); M = 1 mm; B: komplett erhaltenes Hinterbein (PE_1993/153 a+b, LS); M = 4 mm.

dann, die zu einem Fächer ausgebildeten letzten drei Antennensegmente an. Die Extremitäten sind teilweise recht gut erhalten. So sind die Tibien deutlich zu Schaufeln verbreitert und lateral mit mehreren Zähnen besetzt. Am Ende tragen sie lateral häufig mehrere Endsporne mit einem kleineren dazwischenliegenden Dornenkranz. Die Tarsomeren sind schlank und zylindrisch gebaut. Distal tragen sie ebenfalls Endsporne und kleine Dornenkränze. Im Falle von PE_2000/597 a+b, LS ist die Oberfläche des Femur mit großen Gruben versehen.

Bemerkungen: Die systematische Zuordnung zu den Melolonthinae ist mit großen Unsicherheiten behaftet, da wichtige Details der Extremitäten, vor allem der Bedornung und die Ausbildung der Endkrallen, nicht erhalten sind. Die Ausbildung der Antennen und die Größe von nahezu 50 mm macht eine Zugehörigkeit zu den Melolonthinae aber sehr wahrscheinlich.

13.3.4.5 Rutelinae (Gartenkäfer)

Die Rutelinae umfassen heute ca. 200 Gattungen mit nahezu 5000 Arten (MACHATSCHKE 1972). Die Gruppe schließt eine Reihe von morphologisch stark unterschiedlichen Käfern ein. So sind z.B. bei Angehörigen der Gattung *Fruhstorferia* die Mandibeln stark hornförmig vergrößert. Die Unter-Familie ist in tropischen Gebieten, speziell in der Neotropis, am artenreichsten. Die Imagines der meisten Rutelinae sind phytophag und häufig auf Blüten zu finden. Die Larven ernähren sich von Wurzeln oder verwesendem organischen Material. Abgesehen

von wenigen landwirtschaftlich wichtigen Arten, sind das Verhalten und die Verbreitung der meisten Rutelinae unbekannt (JAMESON 1997).

Fossil war diese Gruppe bislang nicht bekannt. Aus Eckfeld liegen derzeit fünf Funde vor. Nach SCHOLTZ & CHOWN (1995) dürfte die Entwicklung der Rutelinae bereits an der Kreide/Tertiär-Grenze eingesetzt haben. Indirekt lässt sich dies aus der Ernährungsweise der Larven schließen, die innerhalb der Scarabaeidae als abgeleitet zu betrachten ist (SCHOLTZ & CHOWN 1995) und sich vermutlich in enger Co-Evolution zu "höheren" bedecksamigen Angiospermen entwickelt hat.

Rutelinae gen. et sp. indet.
(Abb. 47)

Untersuchtes Material: PE_2000/591, LS; PE_2000/590 a+b, LS; PE_1992/491 a+b, LS; PE_1990/770 a+b, LS; PE_1990/54 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,42; Elytrenlänge/-breite 3,37 / 1,35; Abdomenlänge 4,18; Elytrenlänge/-breite 3,1 / 2,16.

Beschreibung: Der Gesamthabitus der vorliegenden Funde ist eiförmig. Details des Kopfes, besonders der Antennen, sind bei keinem Exemplar erhalten. Die Pronotumseiten sind apikal der Mitte ausgebuchtet. Der Vorderrand verläuft nahezu gerade. Der Hinterrand ist hingegen konvex gebogen. Das Scutellum ist dreieckig und etwas breiter als lang. Die Elytren bedecken nicht das gesamte Abdo-

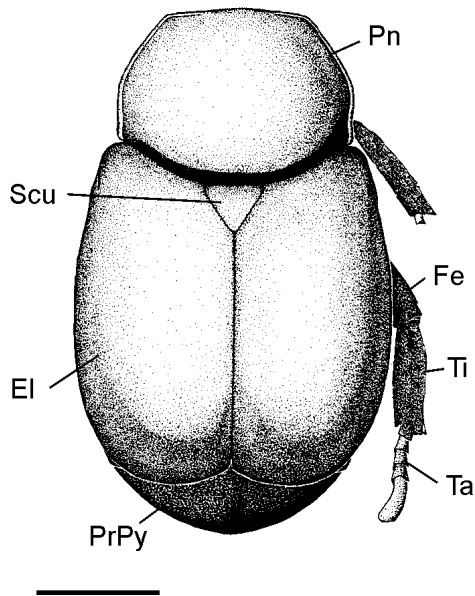


Abb. 47: Rutelinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_1992/491 a+b, LS); M = 1 mm.

men, so dass das Propygidium noch sichtbar ist. Die Elytren sind glatt. Die Außenkanten der Flügeldecken verlaufen parallel, und deren Apex ist stumpf und nur leicht gerundet. Femur und Tibia sind ungefähr gleich dick. Die Mesotibia trägt apikal zwei Dornen. Der Tarsus besteht aus fünf Gliedern. Die ersten vier Tarsalglieder sind nahezu gleich gebaut. Das letzte ist auffallend verlängert.

Bemerkungen: Die Erhaltung der vorliegenden Funde ist nicht sehr gut. Allen Funden ist aber gemein, dass das Abdomen nicht vollständig von den Elytren bedeckt ist und die Mesotibia apikal zwei deutliche Stacheln trägt, die eine Zugehörigkeit zu den Rutelinae sehr wahrscheinlich macht (JAMESON 1997). Die mangelhafte Erhaltung, insbesondere das Fehlen der Antennen, lässt jedoch eine weitere Bestimmung nicht zu.

13.3.4.6 Cetoniinae (Rosenkäfer)

Die Cetoniinae sind mit über 3600 Arten nahezu weltweit verbreitet. Lediglich in kühleren Klimaten sind sie artenarm, und in Neuseeland und Chile fehlen sie bislang völlig (KRIKKEN 1984).

Die Imagines sind vornehmlich auf Blüten zu finden, wo sie sich von Pollen und Nektar ernähren, aber auch Blätter und Tribspitzen gehören in ihr Nahrungsspektrum. Angehörige der Tribus Crematocheilini haben hingegen ein anderes Nahrungsspektrum erschlossen. Sie sind myrmekophil. Derzeit umfassen sie ca. 60 Gattungen, die vornehmlich in Afrika verbreitet sind. In Madagaskar

und Australien fehlen sie völlig (RATCLIFFE & JAMESON 2001). Die Larven der Cetoniinae leben in abgestorbenem Pflanzenmaterial, in zerfallendem Holz oder im Mulm hohler Bäume (CROWSON 1981). Eine Ausnahme bilden hier die Larven von *Cetonia aurata*, die in *Formica*-Nestern leben (mündl. Mitt. Dr. H. LUTZ).

Fossil ist diese Gruppe bislang kaum bekannt. SPAHR (1981) meldet lediglich einen Fund aus afrikanischem Kopal, der jedoch nur ein subrezentales Alter aufweist.

Bemerkungen: Eine generelle Beschreibung der Funde wird nicht vorgenommen, da ihre Erhaltung meist nicht sehr gut ist. Dennoch ist bei einigen Exemplaren neben den Elytrenschultern eine kleine dreieckige Struktur zu erkennen, die man als das Mesepimeron deuten kann, welches von dorsal sichtbar ist. Diese morphologische Besonderheit ist vornehmlich bei den Cetoniinae ausgebildet (RATCLIFFE & JAMESON 2001). Insgesamt liegen bislang 15 Funde vor, die sich vor allem in ihrer Größe und der Oberflächenstruktur ihrer Elytren unterscheiden, so dass man annehmen kann, dass es sich hier um zwei verschiedene Arten handelt. Weitere und besser erhaltene Funde könnten hier in der Zukunft zu einer genaueren Bestimmung führen.

Scarabaeoidea gen. et sp. indet.

(Abb. 48, Taf. 8, Fig. b, c)

Untersuchtes Material: PE_1990/1025 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge (incl. Mandibeln) 9,99; Mandibellänge 1,89; Kopflänge/-breite 2,02 / 1,75; Pronotumlänge/-breite 1,35 / 2,16; Pronotalhornlänge 2,36; Elytrenlänge/-breite 3,91 / 1,55.

Beschreibung: Das Fossil zeigt die Dorsalseite. Auffälligstes Merkmal sind die kräftigen Mandibeln und das lange Pronotalhorn. Die Mandibeln berühren sich basal nicht. Sie sind schlank und etwa so lang wie der Kopf. Die Innenseite ist mit feinen Zähnchen besetzt. Der Kopf ist langgestreckt und tonnenförmig im Umriss. Augen sind nicht zu erkennen. Die Vorder- und Hinterkante sind ungefähr gleich lang. Die Seitenkanten sind leicht ausgebuchtet. Die Pronotum-Vorderkante ist so breit wie der Kopf. Seine Hinterkante ist ungefähr so breit wie die Elytren. Der Hinterrand ist sigmoidal geschwungen. Das Scutellum ist nicht zu erkennen. Nahe der Vorderkante setzt ein schmales, langgestrecktes Horn

am Pronotum an. Dieses reicht bis nahe an das Ende der Mandibeln. Die Elytren tragen sieben Punktstreifen. Die Außenkanten der Flügeldecken verlaufen parallel, ihr Apex ist gerundet. Die Schultern sind leicht gerundet. Die Extremitäten sind lateral vom Körper gestreckt. Strukturelle Einzelheiten sind nicht erkennbar.

Bemerkungen: Der vorliegende Einzelfund gibt morphologisch eine ganze Reihe von Rätseln auf. So sprechen die großen Mandibeln, die an der Innenseite leicht gezähnt sind und die gestreiften Flügeldecken für eine Zugehörigkeit zur Familie Lucanidae. Jedoch ist bei dieser Gruppe, bei denen die Mandibeln der Männchen einiger Arten von beträchtlicher Größe sein können, das Pronotum immer glatt und nur leicht gewölbt, aber trägt **niemals** Höcker oder gar lange Pronotalhörner (RATCLIFFE & JAMESON 2001).

Lange Pronotalhörner treten innerhalb der Scarabaeoidea bei mehreren Teilgruppen auf (z.B. Geotrupidae; Scarabaeidae: Dynastinae: *Oryctes*, *Xylotrupes*, *Typhoeus* etc.), jedoch ist dieses Merkmal niemals in Kombination mit langen Mandibeln ausgebildet. Bei letzterer Gruppe sind diese immer durch den Clypeus abgedeckt, so dass sie von dorsal nicht sichtbar sind. Im Falle der Geotrupidae sind die Pronotalhörner immer recht kurz. Dafür sind bei

den Männchen zusätzliche, gebogene und nach hinten gerichtete Kopfhörner ausgebildet.

Vermutlich handelt es sich bei dem vorliegenden Exemplar um eine neue Familie innerhalb der Scarabaeoidea. Sie zeigt eine Merkmalskombination, welche bislang kein anderes Taxon dieser Großgruppe zeigt. Auf die Errichtung einer neuen Familie wird verzichtet, da lediglich ein Exemplar vorliegt. Weitere Funde, vor allem auch solche, die die Ventralseite, die Antennen und die Extremitäten zeigen, müssen abgewartet werden.

13.3.5 Buprestidae (Prachtkäfer)

Die Buprestidae sind die fünfthäufigste Käferfamilie in den Ablagerungen des Eckfelder Maares. Sie sind bislang mit 134 Fossilien nachgewiesen, was ungefähr einen Anteil von 5,5 % der Gesamtkäfer-Taphozönose ausmacht. Davon lassen sich rund 34 % der Unter-Familie Agrilinae zuordnen. Angehörige der Buprestinae und Julodinae treten zahlenmäßig stark zurück. Die restlichen Buprestidae konnten aufgrund der erhaltenen Merkmale nicht weiter als bis zum Familienniveau eingegrenzt werden. Um der Unsicherheit bei der Bestimmung Rechnung zu tragen, wurden diejenigen Fossilien, die nach dem äußerlichen Habitus gewisse Übereinstimmungen zeigen, in Gruppen zusammengefasst, deren Konspezifität allerdings nicht gesichert ist.

Buprestiden sind durch ihren länglichen Habitus mit den zum Apex charakteristisch zugespitzten Flügeldecken leicht zu identifizieren. Auch die Transversalnaht auf dem Metasternum ist meist ein sicheres Erkennungsmerkmal der Buprestiden. Weitere konstitutive Merkmale, die die Buprestidae von den habituell sehr ähnlichen Elateridae, Eucnemidae und Throscidae abgrenzen, finden sich u.a. bei HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN (1994), WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER (1994) und WEDMANN (1994).

Weltweit sind bislang über 15000 Arten bekannt (HOLM & BELLAMY 1985).

Die Biologie der meisten Gruppen ist bislang nur ansatzweise untersucht. Die Larven ernähren sich bevorzugt phytophag von Blättern und Rinden. Die Imagines hingegen bevorzugt von Pollen (CROWSON 1981).

Die Erhaltung des Materials ist insgesamt sehr gut. Bemerkenswert ist, dass bei den meisten Fossilien die Strukturfarben erhalten sind und diese teilweise mit denen der Buprestiden aus dem Geiseltal und von Messel identisch sind, kann eine zufällige Entstehung der Farben, z.B. durch diagenetische Prozesse, weitestgehend ausgeschlossen werden. Zumal es sich im Falle des Geiseltals um ein ehemaliges Braunkohle-Habitat gehandelt hat, in dem von

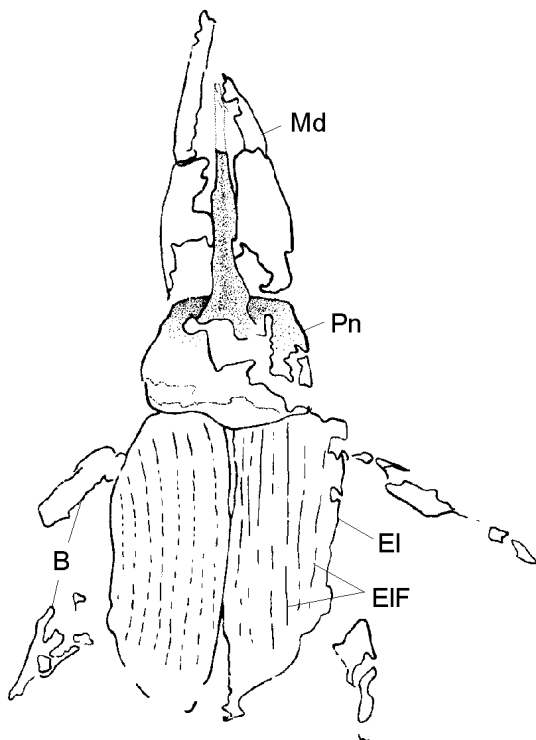


Abb. 48: Scarabaeoidea gen. et sp. indet.: nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht mit großem Pronotalhorn (PE_1990/1025 a+b, LS); M = 1 mm.

grundsätzlich unterschiedlichen Fossilisationsbedingungen ausgegangen werden muss. Da in allen Fällen ähnliche Farbmuster erhalten geblieben sind, kann dies als eine weitestgehende Originalität der Farben gewertet werden.

Fossil sind die Buprestidae seit dem Mesozoikum bekannt. Die von HANDLIRSCH (1906-1908) erwähnten Buprestiden aus dem Lias der Schweiz sollen die ältesten Angehörigen der Buprestidae sein. Nach den Abbildungen in HANDLIRSCH (1906-1908: Taf. XLI), ist diese Zuordnung aber sehr fraglich. Somit stammen die ältesten sicher bestimmbar Prachtkäfer aus dem Mittel-Jura Russlands (PONOMARENKO 1995). In tertiärzeitlichen Ablagerungen sind sie bereits artenreich vertreten und können größtenteils rezenten Taxa zugeordnet werden. Ein Vergleich der Fundstellen (Eckfeld - Messel - Geiseltal) im Hinblick auf die gut untersuchte Buprestiden-Fauna (vgl. HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN 1994; WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994; HÖRNSCHEMEYER et al. 1995; WEIDLICH 1987) zeigt, dass die Tapho-Faunen von Eckfeld und Messel einander ähnlicher sind als die Tapho-Faunen von Eckfeld und dem Geiseltal (siehe Abb. 49), was vermutlich auf sehr ähnliche ökologische Rahmenbedingungen in Eckfeld und Messel zurückzuführen ist. Dies hat sich auch bei vergleichbaren Befunden der Floren beider Fundstellen bestätigt (WILDE 1989, 1995; WILDE et al. 2001).

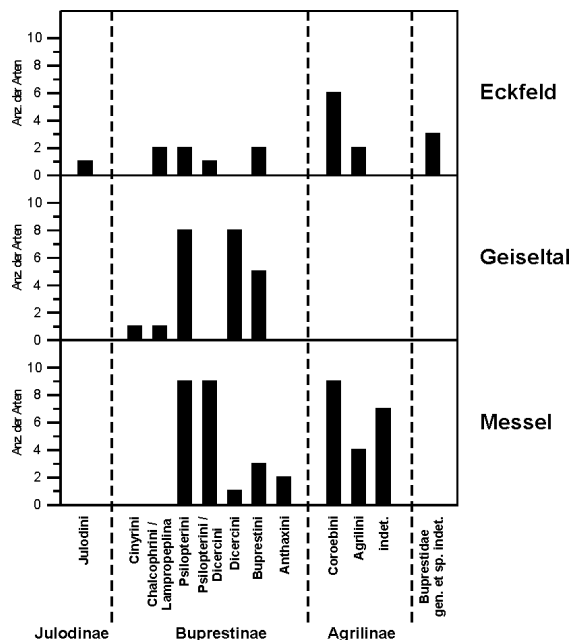


Abb. 49: Zusammensetzung der Buprestiden-Fauna verschiedener Fundorte im Vergleich (**Eckfeld**: eigene Daten; **Geiseltal**: HÖRNSCHEMEYER et al. 1995, WEIDLICH 1987; **Messel**: HÖRNSCHEMEYER et al. 1995, WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994, HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN 1994).

Bezüglich der Systematik der Buprestidae wird hier der Arbeit von COBOS (1980) gefolgt, der ein Bestimmungsschlüssel zu den Unter-Familien beigefügt ist.

13.3.5.1 Julodinae

Die Julodinae sind eine relativ große Gruppe innerhalb der Buprestidae, deren Unter-Familien-Status allerdings umstritten ist. Die Biologie der Julodinae ist recht gut untersucht. Die Imagines sind xero- und termophil und bevorzugen die der wechselfeuchten Tropen und Subtropen mit ausgeprägten Regen- und Trockenzeiten. Sie sind vornehmlich an Blättern zu finden. Die Larven hingegen leben im Boden und ernähren sich von Wurzeln (HOLM 1979).

Derzeit umfassen sie sechs Gattungen und 41 Arten, die ihre größte Verbreitung in der Äthiopis und Orientalis haben (OHMOMO & AKIYAMA 1997). Nur wenige Arten reichen in ihrer Verbreitung bis in die südliche Paläarktis (Abb. 50).

Julodinae gen. et sp. indet.
(Taf.8, Fig. d)

Untersuchtes Material: PE_2000/839 a+b, LS; PE_2000/671 a+b, LS; PE_1993/167 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 20,92; Elytrenlänge/-breite 15,52 / 4,72; Pronotumlänge 2,97.

Beschreibung: Es handelt sich um einen recht großwüchsigen Angehörigen der Julodinae. Alle Exemplare zeigen die Dorsalseite. Die Körper der Tiere sind sehr kompakt gebaut, und der Körperriss ist nahezu zylindrisch. Der Kopf wird vollständig vom Pronotum verdeckt. Das Pronotum ist ca. doppelt so breit wie lang und trapezoidal im Umriss. Cranial ist es deutlich schmaler als an der Elytren-Basis. Der Hinterrand ist einfach sigmoidal geschwungen. Es ist rot-metallisch gefärbt, wird aber in unregelmäßigen Abständen von hellen Flecken unterbrochen. Womöglich sind dies Bereiche, an denen ursprünglich Haarbüschel, wie bei der rezenten Gattung *Julodis* ESCHSCHOLTZ, angesetzt haben. Die Elytren sind vollständig erhalten. Apikal sind sie leicht geöffnet, so dass Teile des Abdomen erkennbar sind. Der Elytren-Apex ist nur leicht gerundet. Die Oberflächenstruktur besteht aus flachen, sehr unregelmäßigen Gruben. Die Färbung variiert von rot über orange, bis hin zu einem grün-metallischen Glanz. Extremitäten und Antennen sind nicht erhalten. Die Abdominaltergite sind grün-metallisch gefärbt.

Bemerkungen: Eine eindeutige Bestimmung ist aufgrund der fragmentarischen Erhaltung nicht möglich, da vor allem die Ventral-Seite und die Hinterflügel nicht sichtbar sind. Die vorliegenden Fossilien zeigen aber große habituelle Übereinstimmungen (Oberflächenstruktur des Pronotum und der stark "torpedoförmige" Habitus) mit Angehörigen der **Julodinae**, speziell mit den Gattungen *Julodis* ESCHSCHOLTZ und *Sternocera* ESCHSCHOLTZ. Fossil waren die Julodinae bisher nur aus posteozänen Ablagerungen bekannt (HÖRNSCHMEYER & WEDMANN 1994). Damit wären die Eckfelder Exemplare die bislang ältesten Fossilnachweise für diese Unter-Familie.

Weitere und besser erhaltene Funde könnten hier in der Zukunft zu einer genaueren Bestimmung beitragen.

Paläoökologie: Die Verbreitungskarte der Julodinae (siehe Abb. 50), die im wesentlichen die Verbreitung der Gattungen *Julodis* und *Sternocera* widerspiegelt, zeigt deutlich, dass beide heute in der nördlichen Paläarktis nicht mehr verbreitet sind. Im Eozän dürften sich ihre Verbreitungsareale aber weiter nach Norden erstreckt haben, sollte sie die Zuordnung der Eckfelder Funde bestätigen. Mit der allmählichen Klimaverschlechterung zu Beginn des Oligozän (u.a. MAI 1995, PROTHERO 1994) haben sich die bevorzugten Vegetationsformen der wechselfeuchten Tropen und Subtropen immer weiter nach Osten und Süden verschoben (PROTHERO 1992, 1994). Ein weiterer Grund für den Rückzug in die Äthiopis und Orientalis waren vermutlich auch die Eiszeiten in der nördlichen Paläarktis im Pleistozän (mündl. Mitt. Dr. C. L. BELLAMY).

13.3.5.2 Buprestinae

Die Buprestinae stellen rund 11 % der in Eckfeld vorkommenden Buprestiden-Fauna. Damit sind sie im Vergleich zu den Fundstellen Geiseltal und Messel, wo sie den Hauptanteil der Prachtkäfer ausmachen, eher unterrepräsentiert (siehe Abb. 51). Auf Tribus-Ebene zeigen sich dennoch große Übereinstimmungen zwischen diesen drei Fundstellen. Besonders die Tribus Psilopterini und Buprestini sind hier stets vertreten.

Betrachtet man die Verbreitungsgeschichte der Psilopterini, so fällt auf, dass die tertiärzeitlichen Angehörigen der Tribus heute nur noch in der Äthiopis und der Neotropis verbreitet sind (HÖRNSCHMEYER & WEDMANN 1994) und keine Arten in ihrer Verbreitung mehr bis in die Paläarktis reichen.

Buprestinae gen. et sp. indet. 1
(Taf. 8, Fig. e)

Untersuchtes Material: PE_2000/842, LS; PE_1993/288 a+b, LS; PE_1991/4, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 29,16; Elytrenlänge/-breite 19,17 / 5,4; Pronotumlänge/-breite 4,86 / 8,77; Kopflänge 4,45.

Beschreibung: Bei den vorliegenden Exemplaren handelt es sich um großwüchsige Buprestidae. PE_2000/842, LS zeigt Merkmale des Kopfes. Dieser ist rundlich und wird median von einer Furche geteilt. Vorder- und Hinterkante sind leicht abgeplattet. Die Augen sind groß und liegen im vorderen Drittel der Außenkante. Die Oberflächenstruktur des Kopfes besteht aus flachen, sehr unregelmäßigen Gruben. Die Färbung variiert von grün- bis rot-

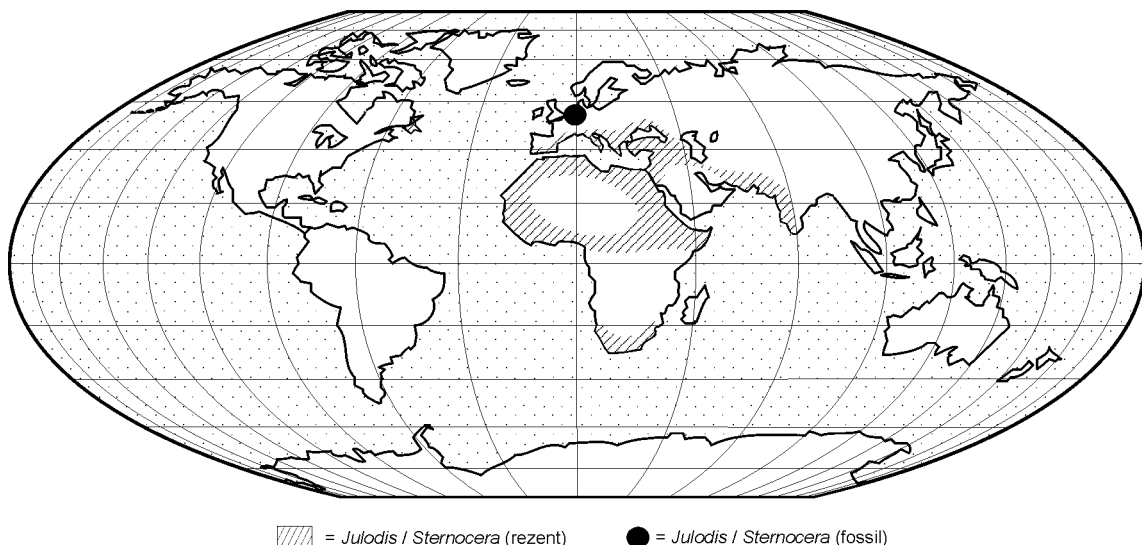


Abb. 50: Verbreitung der rezenten und fossilen Angehörigen der Gattung *Julodis* ESCHSCHOLTZ.

metallisch. Das Pronotum ist breiter als lang. Die Ecken sind geringfügig zu einer kleinen Spitze ausgezogen. Die Seitenkanten sind im vorderen Drittel leicht ausgebuchtet. Der Vorderrand verläuft gerade, und der Hinterrand ist im Bereich der Elytrenbasis konkav geschwungen. Die Oberfläche besteht aus unregelmäßig angeordneten Grübchen. Die Pronotalfärbung ist im zentralen Bereich grünlich. Zu den Rändern geht die Farbe dann in ein kräftiges rot-orange über. Die Elytren verschmälern sich im apikalen Drittel deutlich und enden in einer leicht gerundeten Spitze. Im distalen Drittel des Costalrandes sind sieben deutliche Steigdornen zu erkennen. Die Elytrenfärbung wird im Schulter- und Apexbereich von einem kräftigen Grün dominiert. Die zentralen und lateralen Bereiche sind hingegen eher rot-orange gefärbt.

Bemerkung: Die Fossilien zeigen große habituelle Übereinstimmungen mit Angehörigen der Tribus **Buprestini**. Aufgrund der Größe, der Ausbildung des Kopfes, der Anordnung und Größe der Augen und der Ausbildung der Steigdornen an den Elytren, ergeben sich weitgehende Übereinstimmungen mit Angehörigen der Gattungen *Pseudotaenia* KERREMANS und *Lampropepla* FAIRMAIRE. Die Gattung *Pseudotaenia* ist heute auf Australien beschränkt, wohingegen *Lampropepla* auf fast allen ehemaligen Gondwana-Kontinenten verbreitet ist (OHMOMO & AKIYAMA 1997) (Abb. 51).

Buprestinae gen. et sp. indet. 2

Untersuchtes Material: PE_2000/708 a+b,

LS; PE_2000/698 a+b, LS; PE_1993/135, LS; PE_1992/334, LS; PE_1990/83, LS.

Beschreibung: Der Kopf ist trapezoidal im Umriss und die Frons ist median leicht eingedellt. Das Pronotum ist carinad geringfügig schmäler als distad. Der Vorderrand verläuft gerade. Die Seitenränder sind etwas konvex ausgebuchtet und der Hinterrand ist sehr schwach doppelbogig geschwungen. Die Elytren verlaufen in den vorderen zwei Dritteln nahezu parallel. Hinter den Schultern ist eine sehr schwache Einbuchtung zu erkennen. Im letzten Drittel verschmälern sich die Elytren stark und enden in zwei deutlichen Steigdornen. Die Oberfläche ist in mehrere Punktstreifen und Zwischenintervalle gegliedert (bei PE_1992/334, LS sind neun zu erkennen). Die Färbung der vorliegenden Exemplare ist recht einheitlich blau-metallisch. Die Oberflächenskulptur der Elytren besteht aus regelmäßig angeordneten, kreisrunden Gruben, die einen Durchmesser von 30 µm haben. Die Metacoxen sind stark verlängert und ebenfalls dunkelblau gefärbt. Das fünfte Abdominal-Segment ist etwa so lang wie die Segmente drei und vier zusammen.

Bemerkung: Die vorliegenden Exemplare zeigen eine weitgehende Übereinstimmung mit den von HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN (1994) beschriebenen Formen aus der Grube Messel. Durch den Vergleich mit Rezentmaterial war es ihnen möglich, diese der Tribus **Psilopterini** zuzuordnen. Eine Bestimmung bis auf Gattungs- und Artniveau ist bei dem Eckfelder Material nicht möglich.

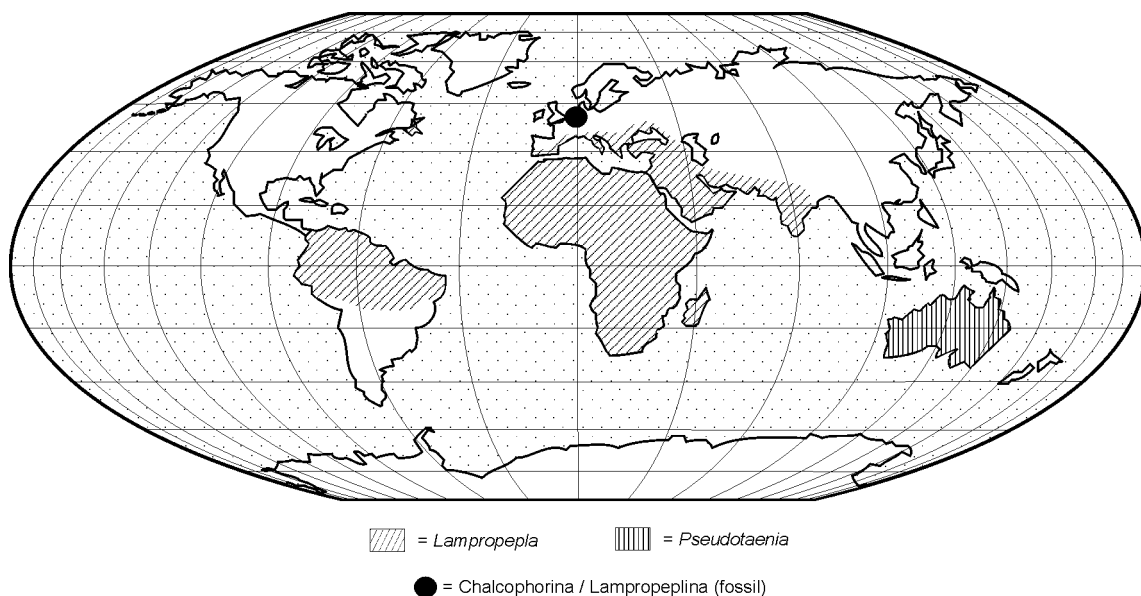


Abb. 51: Verbreitung ausgewählter Taxa der Buprestinae (rezent und fossil).

Buprestinae gen. et sp. indet. 3
(Abb. 52, Taf. 8, Fig. h)

Untersuchtes Material: PE_2000/692 a+b, LS; PE_1990/912 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 16,09; Elytrenlänge/-breite 10,53 / 3,03; Abdominalsternit 1-5: 1,62, 1,08, 0,94, 0,87, 1,75.

Beschreibung: Der Kopf ist trapezoidal im Umriss, und die Frons ist sehr breit. Die Augen sind oval und etwa doppelt so lang wie breit. Das Pronotum ist carinad geringfügig schmaler als distad. Die Seitenränder verlaufen gerade. Der Hinterrand ist schwach doppelbogig geschwungen. Die Elytren verlaufen in den vorderen zwei Dritteln nahezu parallel. Hinter den Schultern sind sie schwach eingebuchtet. Im letzten Drittel konvergieren sie und enden vermutlich in zwei Steigdornen. Es sind mehrere Punktstreifen erkennbar, die auf der ganzen Länge leicht eingesenkt sind und aus kleinen, länglichen bis ovalen Gruben bestehen. Die Oberflächen-Skulptur von Kopf, Pronotum und Abdomen besteht aus großen, unterschiedlich geformten Gruben. Bis auf das rechte Mesepisternum sind keine Strukturen des Thorax zwischen den Elytren erkennbar. Der linke Hinterflügel ist nahezu vollständ-

dig erhalten. Es lassen sich eindeutig R1, RS, M1, M+Cu, Cu, 1A und 2A erkennen. Die Färbung der Fossilien ist auf den Elytren und den Abdominal-Sterniten rötlich bis bronzefarben. Der zentrale Bereich des Thorax ist eher grünmetallisch gefärbt.

Bemerkung: Die Zuordnung zu den Tribus **Psilopterini** / **Dicercini** beruht im wesentlichen auf der Aderung der Hinterflügel. Zudem zeigen die vorliegenden Exemplare auch eine weitgehende habituelle Übereinstimmung mit Arten aus der Grube Messel, die von HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN (1994) diesen beiden Tribus zugeordnet wurden. Eine Bestimmung bis auf Gattungs- und Artniveau ist bei dem Eckfelder Material nicht möglich.

Buprestinae gen. et sp. indet. 4

Untersuchtes Material: PE_2000/665, LS; PE_1994/25 a+b, LS.

Beschreibung: Die beiden vorliegenden Exemplare sind relikitär überliefert. Das Pronotum ist bei PE_2000/665, LS stark mit Pyrit überzogen. Es ist aber deutlich schmaler als die Elytren. Diese sind lang, schmal und stark sklerotisiert. Sie bedecken das ganze Abdomen. Die Schultern sind gerundet. Im distalen Drittel verschmälern sich die Flügeldek-

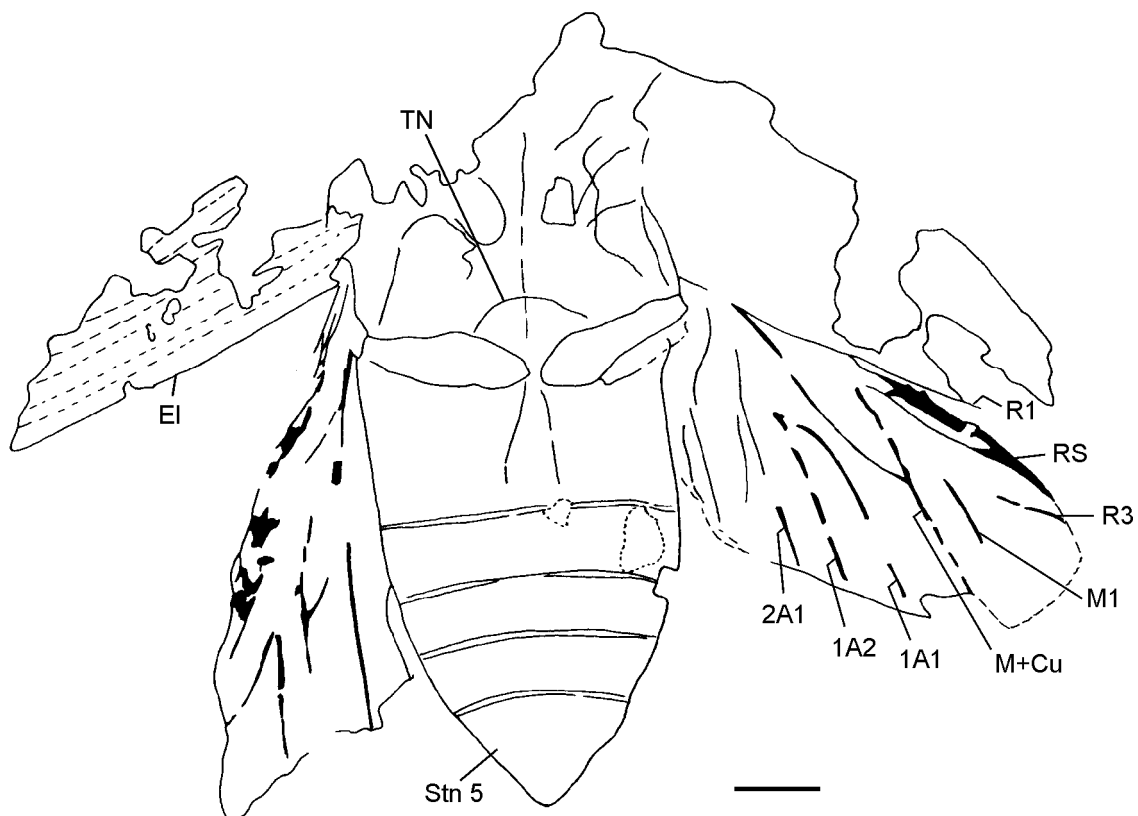


Abb. 52: Buprestinae gen. et sp. indet. 3; nahezu vollständiges Exemplar (PE_2000/692 a+b, LS); M = 1 mm.

ken und sind schräg nach innen abgestutzt. Die Oberflächen sind mit feinen, unregelmäßigen Tuberkeln strukturiert. Die Farbe ist einheitlich perlmuttartig.

Bemerkungen: Aufgrund der typischen Elytrenform ist eine Zugehörigkeit zu den Buprestinae relativ sicher. Jedoch zeigt die Oberfläche keinerlei auffälligen Strukturen, so dass eine weitere systematische Zuordnung nicht erfolgen kann.

Buprestis sp.
(Taf. 8, Fig. f)

Untersuchtes Material: PE_2000/1224 a+b, LS; PE_2000/1225, LS; PE_2000/691 a+b, LS; PE_2000/690 a+b, LS; PE_2000/689 a+b, LS; PE_1993/89 a+b, LS; PE_1992/363 a+b, LS; PE_1990/802 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 12,82; Elytrenlänge/-breite 7,69 / 2,7; Femur 3,64; Tibia (unvollständig) 3,1.

Beschreibung: Der Gesamthabitus der vorliegenden Exemplare ist zylindrisch. Der Kopf ist trapezoidal im Umriss, und die Augen sind länglich-oval. Das Pronotum ist carinad geringfügig schmaler als distad. Die Seitenränder verlaufen gerade. Der Hinterrand ist sehr schwach doppelbogig geschwungen. Der Vorderrand ist etwas konkav eingedellt. Beide sind kräftig punktiert. Auf der Elytrenoberfläche sind neun Punktstreifen erkennbar, die kielartig erhaben sind. Deren Intervalle zeigen keine Struktur. Im hinteren Drittel verlaufen die Punktstreifen undeutlich. Der rechte Hinterflügel zeigt R1, RS und Reste von M1, M+Cu, Cu und den Analen. Die Färbung der Fossilien ist auf dem Kopf und dem Pronotum grünlichblau-metallisch. Das Abdomen ist dunkelblau-metallisch gefärbt. Die Elytren sind in den Zwischenräumen dunkelblau gefärbt. Die Punktstreifen hingegen sind grünlichgelb-metallisch gefärbt. Zum Elytrenapex ändert sich die Farbe der Intervalle bis hin zu einem leichten Rotorange.

Bemerkungen: Die Zuordnung zur Gattung *Buprestis* LINNAEUS beruht im wesentlichen auf der Aderung der Hinterflügel. Zudem zeigen die vorliegenden Exemplare auch weitgehende habituelle Übereinstimmung mit *Buprestis*-Arten, was sich vor allem auf die Oberflächen-Skulptur der Elytren bezieht, da sich bei ihnen die Punktstreifen kielartig erheben.

13.3.5.3 Agrilinae

Die Agrilinae stellen rund 34 % der in Eckfeld vorkommenden Buprestiden-Fauna. Damit ist der Anteil ungefähr so hoch wie in Messel (vgl. Abb. 49), wo Angehörige der Tribus Coroebini und Agrilini dominieren. Aufgrund der meist unvollständigen Erhaltung der Fossilien erfolgte keine weitere Gattungs- oder gar Art-Zuweisung, sondern nur eine Tribus-Zuordnung (WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994). Ähnlich wird mit den Eckfelder Fossilien verfahren. Hier treten die Agrilini mit ca. 8 % der Funde deutlich hinter die Coroebini zurück. Wie schon in Messel, so repräsentieren sie auch in Eckfeld vermutlich eine Vielzahl von Gattungen, die heute in nahezu allen tiergeographischen Regionen verbreitet sind. Der Verbreitungsschwerpunkt der Agrilinae liegt heute in der Äthiopis (Coroebini) und Neotropis (Agrilini) (vgl. WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994: Abb. 47 A, B).

Agrilini? gen. et sp. indet. 1
(Abb. 53)

Untersuchtes Material: PE_2000/668 a+b, LS; PE_2000/667 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge (unvollst.) 10,8; Elytrenlänge/-breite 8,64 / 2,02; Scutellumlänge/-breite 0,87 / 1,08; Femur 1,68; Tibia 1,79.

Beschreibung: Der Kopf ist nur reliktär erhalten. Der Vorderrand des Pronotums scheint gerade zu verlaufen. Der Hinterrand ist leicht konvex vorgezogen. Die Oberfläche ist durch unregelmäßige Grate strukturiert. Das Scutellum ist craniad breit

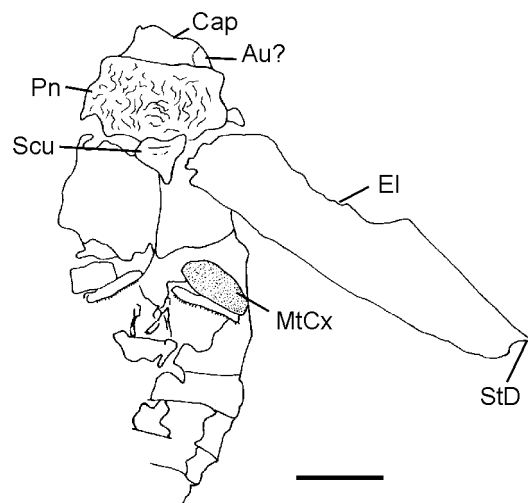


Abb. 53: Agrilini? gen. et sp. indet. 1; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_2000/668 a+b, LS); M = 1 mm.

ausgezogen und endet distad in einer Spitze. Sein Gesamthabitus ist dreieckig. Im basalen Teil ist ein deutlich querlaufender Kiel zu erkennen. Die Elytren sind schlank und durch unregelmäßig angeordnete Gruben strukturiert. Sie enden apikal in einen spitz zulaufenden Steigdorn. Die hinteren Extremitäten sind bis auf die Tarsen gut erhalten. Die Femora sind basal etwas verdickt und mit einer feinen Runzel-Struktur besetzt. Ähnlich sieht es bei den Tibien aus, die an ihrer Außenkante noch kurze, aber kräftige Härchen tragen. Das Abdomen zeigt fünf Segmente. Die Färbung der Fossilien ist recht auffällig. Kopf, Pronotum, Elytren und die Extremitäten sind rötlich-bronzefarben gefärbt. Das Scutellum und das Abdomen hingegen sind bläulich gefärbt.

Bemerkungen: Aufgrund der charakteristischen Form des Scutellum und der unregelmäßigen Struktur des Pronotums ist eine Zugehörigkeit zu den Agrilinae relativ sicher. Jedoch bereitet die Tribus-Zuordnung gewisse Schwierigkeiten, da diese Schildchenform, mit einem Querkiel, sowohl bei den Agrilini als auch bei den Coroebini vorkommen kann (vgl. WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994: 164-165). Aufgrund der habituellen Ähnlichkeit zu den Messeler Fossilien werden die Funde vorerst den Agrilini zugeordnet, bis weiteres Material vorliegt.

Agrilini? gen. et sp. indet. 2

Untersuchtes Material: PE_2000/666, LS; PE_1993/137 a+b, LS.

Beschreibung: Recht kleinwüchsige Angehörige der Agrilinae, die vor allem wegen ihrer Pronotum-Struktur auffallen. Das Pronotum ist rechteckig im Umriss. Vorder- und Hinterrand verlaufen gerade, und die Ecken sind abgerundet. Die Oberfläche ist durch deutliche, unregelmäßige Grate auffällig strukturiert. Die Elytren sind schlank und verjüngen sich im apikalen Drittel. Ihre Oberfläche wird durch Längsstreifen strukturiert.

Bemerkungen: Die Zugehörigkeit zu den Agrilinae ist durch den Habitus recht gut gesichert. Eine Tribus-Zuordnung kann aber nicht eindeutig erfolgen. Aufgrund der Ähnlichkeit zu den unter Agrilini? gen. et sp. indet. 1 beschriebenen Fossilien, werden sie unter Vorbehalt ebenfalls zu den Agrilini gestellt.

Coroebini gen. et sp. indet. 1

(Abb. 54, Taf. 8, Fig. g, i; Taf. 9, Fig. a)

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,69; Elytrenlänge/-breite 4,59 / 1,08; Abdominalsternite 1-5: 0,94, 0,47, 0,47, 0,47, 0,81.

Beschreibung: Der Kopf ist eher rechteckig. Das Pronotum ist breiter als lang, und die Vorder- und Hinterkanten verlaufen annähernd gerade. Die Vorderecken sind leicht vorgezogen. Die Flügeldecken sind länglich. Hinter den Schultern verschmälern sie sich ein wenig und werden dann wieder breiter und laufen zur Spitze hin in einen großen Dorn aus. Die Alae sind meist sehr schlecht erhalten. C und Sc werden meist von den Vorderflügeln verdeckt. Deutlich zu sehen ist meist eine kleine Radialzelle (Rc). M und Cu verschmelzen etwas distal von Rc. Der freie M-Abschnitt ist sehr lang. Von den Analadern sind nur die ersten beiden sichtbar. Bei den meisten Exemplaren ist die Ventral-Seite fast vollständig sichtbar. Der Prosternalfortsatz ist länglich und basal etwas verengt. Ansonsten verlaufen die Seitenkanten parallel. Apikal ist der Fortsatz gerundet. Er reicht bis zwischen die Mesocoxen. Das Metasternum wird durch eine Naht median geteilt, und distal ist eine konvex gebogene Transversalnaht sichtbar, die knapp über den Metacoxen verläuft. Die Metepisterna sind länglich und schmal. Die Metacoxen sind basal plattenförmig verbreitert. Die Tibien sind schmal und oberflächlich sehr fein geriffelt. Die Oberflächen-Skulptur der Fossilien besteht aus unterschiedlich großen, querlaufenden Runzeln und Grübchen. Die Farbe ist einheitlich gold- bis bronzefarben.

Bemerkungen: Insgesamt liegen bislang 34 Exemplare vor, die aufgrund von Habitus und Färbung vermutlich einer Art angehören. Auffälligste Merkmale sind neben dem deutlich entwickelten Steigdorn am Ende der Elytren, vor allem die goldene Färbung der Fossilien. Diese scheint innerhalb der Angehörigen der Agrilinae, besonders bei den Coroebini weit verbreitet zu sein. Angehörige dieser Tribus sind in Messel häufig ähnlich gefärbt (WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994) und zeigen große habituelle Übereinstimmungen mit den Fossilien aus Eckfeld, weshalb letztere zu den Coroebini gestellt werden. Unterstützt wird dies auch noch durch die Aderung der Hinterflügel, der einen sehr langen freien Media-Abschnitt zeigt, wie dies für Angehöriger der Tribus typisch ist (GOOD 1925). Selbst in den ca. 20 Ma jüngeren Ablagerungen der Fundstelle Enspel sind golden gefärbte Buprestidae häufig zu finden (WEDMANN 2000).

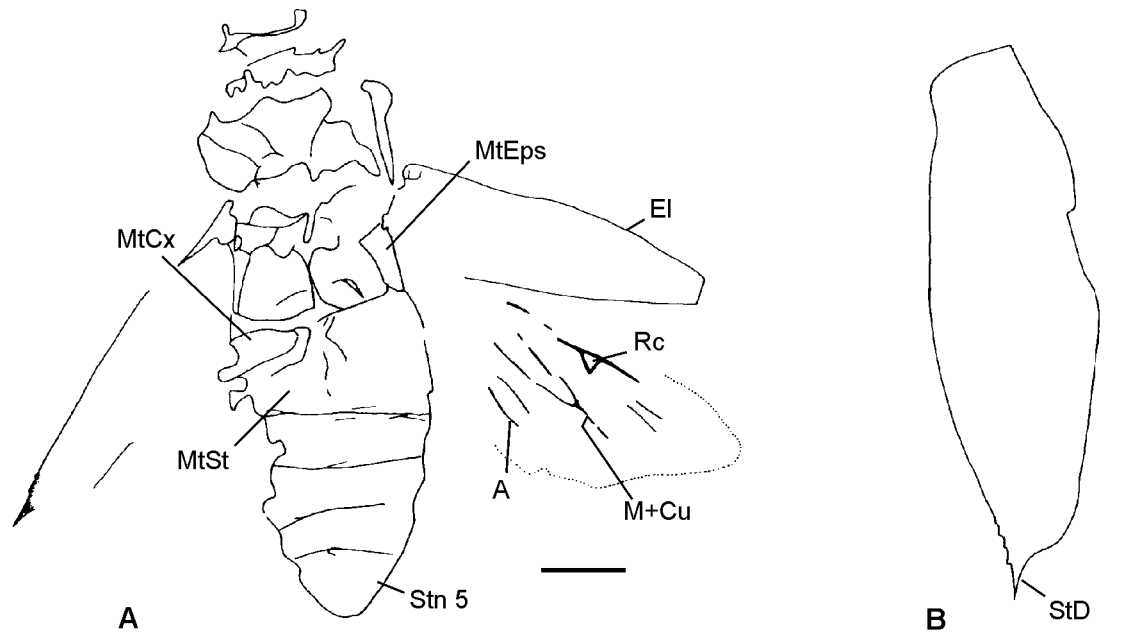


Abb. 54: Coroebini gen. et sp. indet. 1 (PE_2000/641 a+b, LS); A: vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht ; B: Steigdornen am Apex der Elytren; M = 1 mm.

Coroebini gen. et sp. indet. 2
(Taf. 9, Fig. b)

Untersuchtes Material: PE_2000/662 a+b, LS; PE_2000/661 a+b, LS; PE_1997/17 a+b, LS; PE_1990/1029, LS; PE_1990/1001 a+b, LS; PE_1990/767 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 8,23; Elytrenlänge/-breite 6,21 / 1,48; Abdominalsternite 1-5: 1,35, 0,81, 0,6, 0,54, 0,4.

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare ähneln sehr den unter Coroebini gen. et sp. indet. 1 beschriebenen Fossilien, doch unterscheiden sie sich in geringen Details von ihnen. Der Prosternalfortsatz ist basal deutlich enger eingeschnürt, und das Ende ist distal kugelförmig verbreitert. Die Elytren laufen nicht zu einem spitz endenden Steigdorn zu, sondern sind breit gerundet, und der Apex wird aus einem gezackten Rand gebildet. Das Abdomen verschmälert sich distad stärker, als bei Coroebini gen. et sp. indet. 1. Die Oberfläche der Elytren ist mit feinen Härchen besetzt. Die Oberflächen-Skulptur der Fossilien besteht aus unterschiedlich großen, unregelmäßig angeordneten Grübchen. Die Farbe ist auch bei ihnen einheitlich gold- bis bronzefarben.

Bemerkungen: Aufgrund des ähnlichen Habitus zu Coroebini gen. et sp. indet. 1 werden die hier vorliegenden Fossilien ebenfalls zur Tribus Coroebini gestellt.

Coroebini gen. et sp. indet. 3

Untersuchtes Material: PE_2000/663, LS; PE_1992/502 a+b, LS; PE_1991/6 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 6,21; Pronotum/-breite 1,01 / 2,02; Elytrenlänge/-breite 3,64 / 1,21; Abdominalsternite 1-5: 0,67, 0,4, 0,27, 0,27, 0,67.

Beschreibung: Der Gesamthabitus der vorliegenden, kleinwüchsigen Exemplare ist gedrungen. Der Kopf ist größtenteils erhalten. Die Augen liegen nahe der Kopfbasis und sind rundlich bis oval. Das Pronotum ist craniad breiter als distad. Seine Seitenränder sind glatt und verlaufen gerade. Oberflächlich ist es durch aneinandergereihte Gruben strukturiert. Die Färbung ist gelb bis goldfarben. Die Flügeldecken sind kurz. Hinter den Schultern verschmälern sie sich ein wenig und werden dann wieder breiter und enden am Apex in einer breit gerundeten Spitze. Ihre Oberfläche ist ähnlich wie die des Pronotums strukturiert. Das Metasternum wird durch eine Längsnaht geteilt, und distal ist eine konvex gebogene Transversalnaht sichtbar, die knapp über den Metacoxen verläuft. Die Metepisterna sind länglich und schmal. Meso- und Metathorax sind ebenfalls durch aneinandergereihte Gruben strukturiert. Die Färbung ist blau- bis grünmetallisch. Die Extremitäten liegen in angewinkelter Stellung unter dem Körper. Die Femora und Tibiae sind dunkelblau gefärbt. Das erste und letzte Abdominalsternit

ist gegenüber den Sterniten 2-4 deutlich verlängert.

Bemerkungen: Der Habitus sowie die Form vom Pronotum und von den Elytren belegen die Zugehörigkeit zu den Agrilinae. Die Fossilien zeigen ferner Übereinstimmungen mit dem von WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER (1994) beschriebenen *Coroebini?* gen. sp. 3. Lediglich im Hinblick auf die Form der Elytrenspitze ergeben sich zwischen den Fossilien gewisse Abweichungen. Aber aufgrund des gedrunenen Habitus und einer ähnlichen Färbung werden die vorliegenden Fossilien unter Vorbehalt ebenfalls zur Tribus *Coroebini* gestellt.

Coroebini gen. et sp. indet. 4
(Abb. 55, Taf. 9, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_1997/19 a+b, LS; PE_1993/188 a+b, LS; PE_1990/766, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 9,81; Pronotum/-breite 1,75 / 3,1; Elytrenbreite 1,89; Abdominalsternite 2-5: 0,54, 0,54, 0,54, 0,94.

Beschreibung: Der Gesamthabitus der vorliegenden, kleinwüchsigen Exemplare ist gedrunen. Der Kopf ist nur fragmentarisch erhalten. Die Augen liegen nahe der Kopfbasis. Das Pronotum ist deutlich breiter als lang. Die Seitenränder sind glatt und verlaufen gerade. Oberflächlich ist es durch aneinandergereihte Gruben strukturiert. Der Grübchendurchmesser wird zum Pronotumvorderrand zunehmend kleiner. Die Flügeldecken sind breit und kurz. Im hinteren Drittel verschmälern sie sich ein wenig. Der Apex ist bei keinem der Fossilien erhalten. Das Metasternum wird durch eine Längsnaht geteilt, und distal ist eine konvex gebogene Transversalnaht sichtbar, die knapp über den Metacoxen verläuft. Der Vorderrand ist doppelbögig geschwungen. Lateral schließen sich die schmalen Metepisterna an. Meso- und Metathorax werden durch aneinandergereihte Gruben strukturiert. Die Extremitäten liegen in angewinkelter Stellung unter dem Körper. Die Metacoxen sind basal plattenförmig verbreitert. Das vollständig erhaltene Abdomen weist fünf Sternite auf. Im hinteren Abschnitt des zweiten Sternit ist eine runde Struktur erkennbar. Hierbei handelt es sich vermutlich um eine interne Struktur, die sich bei der Kompaktion durchgedrückt hat. Die Färbung von Kopf und Pronotum ist median grünlich bis blaumetallisch, lateral hingegen sind sie bereichsweise orange gefärbt. Der Mesothorax und Teile des Abdomens sind blau- bis grün-

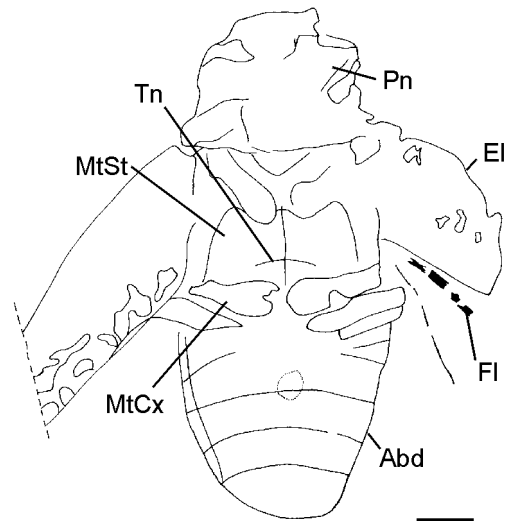


Abb. 55: *Coroebini* gen. et sp. indet. 4; nahezu vollständiges Exemplar (PE_1997/19 a+b, LS); M = 1 mm.

metallisch gefärbt. Die Sternite zwei bis vier sind jedoch etwas heller in ihrer Färbung.

Bemerkungen: Ähnlich wie schon bei *Coroebini* gen. et sp. indet. 3, so sprechen auch hier der Habitus sowie die Form vom Pronotum und von den Elytren für eine Zugehörigkeit zu den Agrilinae, speziell der Tribus *Coroebini*.

Coroebini gen. et sp. indet. 5

Untersuchtes Material: PE_2000/664 a+b, LS.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist kleinwüchsig und sehr gedrunen im Umriss. Bereiche des Kopfes und Pronotum sind nur in Resten Umriss. Das erste Abdominalsegment ist verlängert. Die nachfolgenden Segmente sind ungefähr gleich lang. Sie sind craniad sehr stark konvex gebogen und erinnern dabei an die Form der Abdominalsternite mancher Angehöriger der Scarabaeidae oder Chrysomelidae. Ihre Oberfläche wird von kleinen, unregelmäßig angeordneten Grübchen strukturiert.

Bemerkungen: Da das Fossil nur fragmentarisch erhalten ist, kann eine eindeutige Bestimmung nicht erfolgen. Aufgrund des gedrunenen Habitus und der Ähnlichkeit zu den unter *Coroebini* gen. et sp. indet. 3 beschriebenen Fossilien, wird das Fossil ebenfalls zur Tribus *Coroebini* gestellt. Die Färbung ist aber deutlich auffälliger und rotstichiger als bei *Coroebini* gen. et sp. indet. 3.

Buprestidae indet.

Ein Großteil der Funde, ca. 34 %, wird in der offenen Nomenklatur geführt. Für diese Fossilien ist eine eindeutige Zuordnung zu einem rezenten Taxon nicht möglich, weshalb sie lediglich in Gruppen morphologisch ähnlicher Individuen zusammengefasst werden. Insgesamt konnten so vier verschiedene Gruppen unterschieden werden (siehe Anhang A).

13.3.6 Eucnemidae (Schienenkäfer)

Schienenkäfer sind eine kleinere Käfergruppe, die häufig mit den Elateriden verwechselt wird, da sie sich sehr ähneln. Die Imagines erreichen Größen von ca. 2 - 25 mm. Sie sind in allen tiergeographischen Regionen zu finden. Ihre Gesamtartenzahl wird auf über 1000 Arten geschätzt (BLOOMER 1985). In Eckfeld sind bislang 12 Fossilien nachgewiesen, die sich in zwei Gruppen einteilen lassen. Beide sind sich sehr ähnlich und unterscheiden sich lediglich durch ihre Größe (Abb. 56).

Aufgrund ihrer schwachen Chitinisierung treten Eucnemiden nicht sehr häufig in den Fossilberichten auf. Vermutlich erweisen sich bei genauerer Untersuchung auch viele Elateriden als Angehörige der Schienenkäfer. Die ältesten Nachweise stammen aus dem Eozän von England, der Grube Messel und dem Baltischen Bernstein (BRITTON 1960; MUONA 1993a; WEDMANN 1994).

Eucnemidae gen. et sp. indet.
(Abb. 56, Taf. 9, Fig. f, g)

Beschreibung: Die gesamte Unterseite ist mit kleinen bis mittelgroßen Gruben strukturiert, so dass für den Käfer eine starke Behaarung zu Lebzeiten angenommen werden kann. Der Vorderrand des Prosternum verläuft gerade und die Seiten verschmälern sich kontinuierlich in Richtung der Procoxalhöhlen. Die Hypomera sind dreieckig. Antennengruben sind nicht zu sehen oder waren nicht entwickelt. Bei PE_2000/320 a+b, LS (Gruppe 2) zeigen sich in diesem Bereich leichte Einkerbungen, die auf vorhandene Antennengruben hindeuten könnten. Strukturen auf dem Mesothorax sind nicht deutlich zu erkennen, da sie durch die Extremitäten verdeckt sind oder die Fossilerhaltung in diesen Bereichen nicht so gut ist. Die Mesocoxen sind aber bei beiden Gruppen rundlich bis länglich-oval ausgebildet. Das Metasternum ist groß und weist keine Längsnaht auf. Besonders bei Fossilien der Gruppe 1 sind seitlich neben dem Metasternum Tarsalgruben angedeutet. Die Metepisterna liegen weiter seitlich und sind dichter mit Gruben besetzt als das

Metasternum. Die Metacoxalplatten sind in beiden Fällen gut erhalten und nahezu viereckig im Umriss. Sie berühren sich mittig an ihren inneren Kanten. Fünf Sternite sind erkennbar.

Bemerkungen: Die Zuordnung der Fossilien zu den Eucnemidae erfolgt nur unter Vorbehalt, da sie habituell auch große Übereinstimmungen mit Angehörigen der Elateridae zeigen. Doch sprechen die Form des Pronotums, dessen Vorderrand gerade verläuft, die Lage der Antennen und die Ausbildung des Hypomeron (ohne Grube), für eine Zugehörigkeit zu den Schienenkäfern. Berücksichtigt man die Größe der Eckfelder Eucnemiden (\varnothing 5,5 mm), so können die Perothopinae und Phyllocerinae ausgeschlossen werden, da sie deutlich größer als 2 cm werden (MUONA 1993a, b). Angehörige der **Melasi-nae**, Eucneminae und Macraulacinae stimmen habituelle sehr gut mit den Eckfelder Fossilien überein. Zudem sind diese drei Unterfamilien auch häufig im Baltischen Bernstein zu finden (MUONA 1993a). Da die letzten beiden Unterfamilien jeweils laterale Antennengruben auf den Hypomera besitzen, ist eine systematische Verwandtschaft der Eckfelder Exemplare unwahrscheinlich, da hier keine Gruben vorhanden sind.

Die Biologie der Eucnemidae ist für manche ihrer Teil-Gruppen gut bekannt (MUONA 1993b). Die adulten Tiere werden vornehmlich in abgestorbenem und verrottendem Holz gefunden. Die meisten Larven hingegen ernähren sich von Pilzen (CROWSON 1981).

13.3.7 Throscidae (Hüpfkäfer)

Die Hüpfkäfer sind eher kleine unscheinbare Käfer, die selten größer als 4 mm werden. Insgesamt sind nur ca. 190 Arten weltweit bekannt. Dies scheint auch ein Grund zu sein, weshalb sie fossil nicht sehr häufig zu finden sind. Sichere Fossilnachweise liegen bislang nur aus dem London Clay (Eozän), der Grube Messel und dem Baltischen Bernstein vor (BRITTON 1960; SPAHR 1981; WEDMANN 1994). Dabei ließen sich die Fossilien, mit Ausnahme der Gattung *Jaira*, die nur aus dem Baltischen Bernstein bekannt ist (MUONA 1993a), rezenten Gattungen zuzuordnen (BRITTON 1960; MUONA 1993a; WEDMANN 1994). Die systematische Stellung der Throscidae als eigenständige Familie war lange Zeit umstritten. So wurden die Hüpfkäfer noch bei CARPENTER (1992: 306) unter dem Namen Trixagidae geführt. Eine neuere Bearbeitung erfolgte durch MUONA (1995)

Wie bei den meisten Angehörigen der Elateroidea, so ist auch bei ihnen die Vorderbrust in einen nach

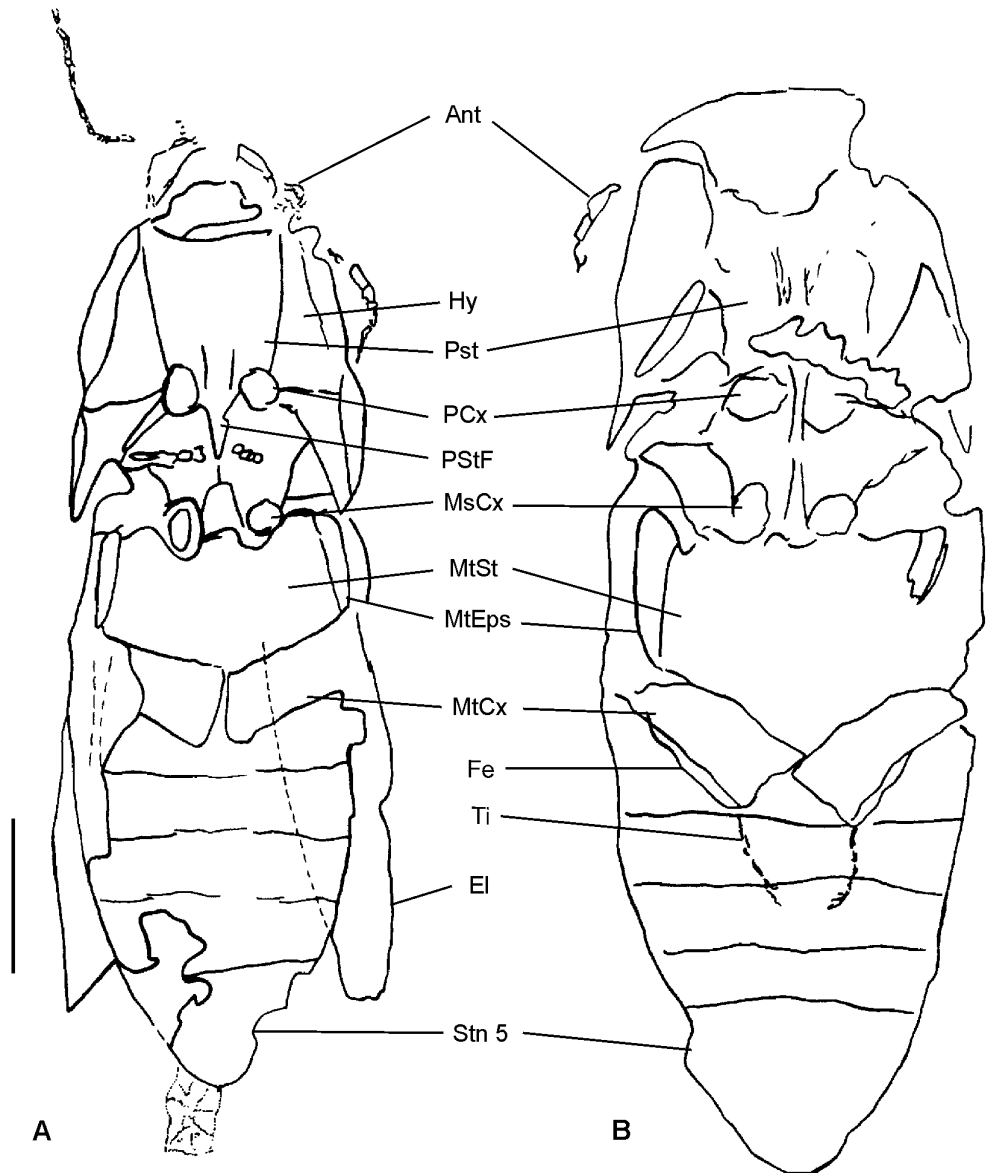


Abb. 56: Eucnemidae gen. et sp. indet.; A: vollständiges Exemplar der Gruppe 1 (PE_1992/571, LS); B: vollständiges Exemplar der Gruppe 2 (PE_2000/320 a+b, LS); M = 1 mm.

hinten gerichteten Fortsatz ausgezogen, der bei den Throscidae in der entsprechenden Grube der Mittelbrust fest verankert ist. Somit sind bei den Hüpfkäfern, ganz im Gegensatz zu Angehörigen der Elateridae, das Pronotum und das Abdomen fest miteinander verbunden. Die gesamte Körperoberfläche ist mit kurzen Härchen bedeckt.

Throscidae gen. et sp. indet.
(Abb. 57, Taf. 9, Fig. h)

Untersuchtes Material: PE_1990/1035, LS;
PE_1992/157 a+b, LS; PE_2000/353, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 3,24; Gesamtbreite 2,02; Metasternumlänge 0,87; Sternitlänge I-V:

0,4, 0,35, 0,35, 0,3, 0,8.

Beschreibung: Der Gesamthabitus des Fossils ist länglich-oval. Der Kopf und der Vorderrand des Prosternums sind nur reliktsch überliefert. Von den Gruben zur Aufnahme der Antennen sind ebenfalls nur Reste vorhanden. Der **Prosternalfortsatz** (F) ist kurz und reicht bis zwischen die Mesocoxalhöhlen. Der Mesothorakalbereich wird durch die Extremitäten weitgehend verdeckt. Das Metasternum ist im Vergleich zum Abdomen relativ groß und deutlich bis zwischen die Mesocoxalhöhlen hochgezogen. Auffallend sind hier die randlichen **Tarsalgruben** (TGMt) die bis ca. 0,23 mm vor die Metacoxen reichen. Die **Metacoxalplatten** (MtCx) sind nahezu rechteckig im Umriss. Die apikalen Enden sind

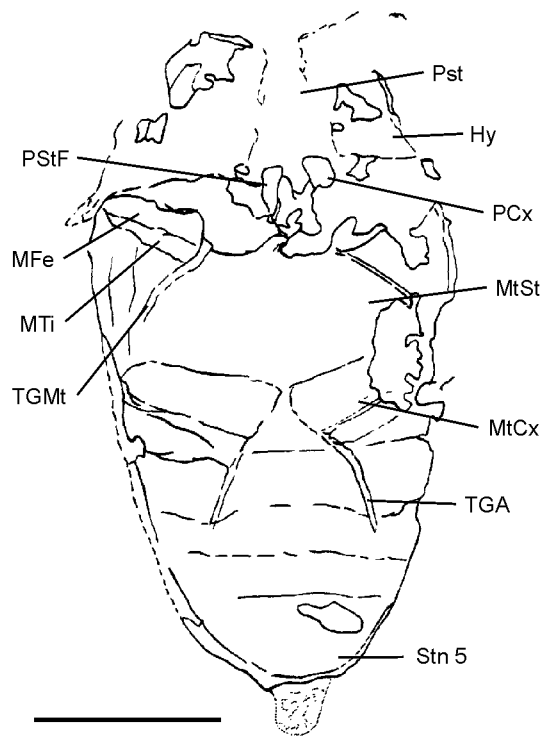


Abb. 57: Throscidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_1990/1035, LS); M = 1 mm.

leicht gerundet. Die fünf Sternite sind mit Ausnahme des letzten von gleicher Länge. Das zweite Sternit ist mit zwei **Tarsalgruben** (TGA) besetzt. Die Oberflächenstruktur des gesamten Käfers ist nicht gut erhalten, scheint in manchen Bereichen des Abdomen und des Metasternum aber mit kleinen Gruben besetzt zu sein.

Bemerkungen: Eine genauere Bestimmung als bis auf Familienniveau kann nicht erfolgen. Auf-

grund der großen habituellen Ähnlichkeiten mit den Throscidae aus Messel (WEDMANN 1994) scheint eine Zugehörigkeit zur Unterfamilie **Throscinae** am wahrscheinlichsten. Da schon die Bestimmung rezenter Hüpfkäfer Schwierigkeiten bereitet, ist die Zugehörigkeit der Eckfelder Exemplare nur unter Vorbehalt zu betrachten. Die heute lebenden Throscidae zeigen teilweise große Übereinstimmungen mit Angehörigen der Elateridae. Eine Verwechselung kann habituellauch mit den Eucnemidae, Buprestidae, Biphyllidae, Byturidae, Cryptophagidae, Eucinetidae und Leptodiridae erfolgen. Über die Biologie der Throscidae ist recht wenig bekannt. Die adulten Tiere werden vornehmlich auf Blüten und im Laubwerk gefunden. Die vermutlich carnivoren Larven scheinen sich in faulem Holz oder Laub zu entwickeln (BOOMKER 1985).

13.3.8 Elateridae (Schnellkäfer)

Die Elateridae gehören mit zu häufigsten Käferfamilien innerhalb der Ablagerungen des Eckfelder Maars. Sie lassen sich gut von den anderen Käferfamilien aufgrund ihrer langgestreckten Form und den nach hinten spitz ausgezogenen Ecken des Prothorax unterscheiden. Bislang liegen 383 Schnellkäfer vor (Abb. 58). Davon lassen sich rund 61 % der Tribus Agrypnini zuordnen, was ungefähr mit den Angaben von TRÖSTER (1994a, 1999) für die Verhältnisse in der Grube Messel übereinstimmt. Vergleichbar ist auch das Gattungsspektrum. Wie in Messel, so konnten auch in Eckfeld folgende Gattungen der Tribus Agrypnini nachgewiesen werden: *Macropunctum*, *Agrypnus*, *Lanelater* und *Lacon*. Dabei ist die lediglich fossil bekannte Gattung *Macropunctum* am häufigsten vertreten. Von den bislang neun bekannten Arten der Gattung *Macropunctum* (TRÖSTER 1991, 1992a, 1994b, 1999),

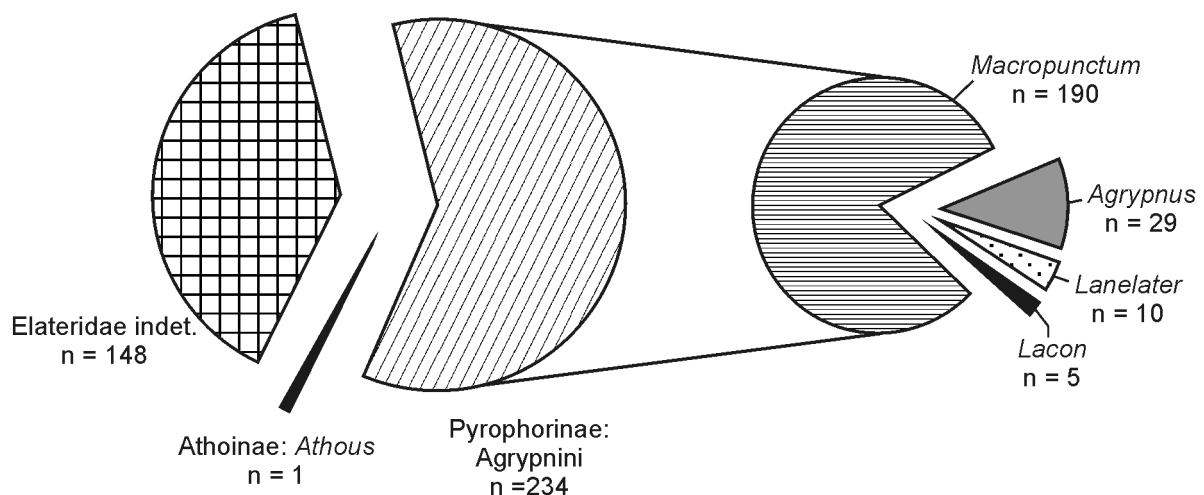


Abb. 58: Zusammensetzung der Elateriden-Fauna des Eckfelder Maars; N = 383.

konnte jetzt für das Eckfelder Maar eine neue Art beschrieben werden und ein Großteil der Funde den bereits in Messel nachgewiesenen Arten zugeordnet werden (Abb. 59). Dabei hat sich gezeigt, dass eine Einteilung in einzelne "Gruppen", wie sie von TRÖSTER (1992a) für die Eckfelder Exemplare vorgenommen wurde, durchaus praktikabel ist. Obwohl die Fossilien große habituelle Übereinstimmungen mit den Messeler Arten haben, lässt sich nicht ausschließen, dass es sich bei den zu einzelnen Gruppierungen zusammengefassten Exemplaren der Gattung *Macropunctum* um mehrere Arten handelt. Über die innerartliche Variabilität oder einen deutlich ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus innerhalb der Tribus Agrypnini liegen bislang nur wenige Untersuchungen vor (u.a. VON HAYEK 1973; STIBNICK 1979).

Neben Angehörigen der **Pyrophorinae**, die deutlich die Mehrzahl der Elateridae stellen, konnte auch ein Exemplar den **Athoinae** zugeordnet werden. Die restlichen Elateridae konnten aufgrund der erhaltenen Merkmale nicht weiter als bis zum Familienniveau eingegrenzt werden. Um der Unsicherheit bei der Bestimmung Rechnung zu tragen, wurden die Fossilien, die nach dem äußerlichen Habitus gewisse Übereinstimmungen zeigen, in Gruppen zusammengefasst. Ob es sich hierbei jedoch in jedem Fall um Konspezifität handelt, lässt sich nicht genau entscheiden.

Im folgenden werden die einzelnen Gattungen der Tribus Agrypnini, die Angehörigen der Athoinae und die einzelnen "Gruppen" der nicht sicher zugeordneten Elateridae beschrieben.

13.3.8.1 Pyrophorinae

Macropunctum densipunctum n. sp.
(Elateridae: Pyrophorinae: Agrypnini)
(Abb. 60, Taf. 10, Fig. a)

Holotypus: PE_2000/955, LS, nahezu vollständiges Exemplar in ventraler Ansicht.

Paratypus: PE_2000/744 a+b, LS (isoliertes Abdomen).

Maße (in mm): Fossillänge ~8,1; Flügeldeckenlänge 5,8; Prosternumlänge mit Fortsatz 2,56; Mesosternumlänge 0,67; Metasternumlänge 1,48; Länge der Hinterbeinglieder: Coxa 1,75, Coxabreite 0,33, Femur 1,21, Tibia 0,41, Tarsus 0,81; Länge der Abdominalsternite 1-5: 0,58, 0,67, 0,58, 0,54, 0,94.

Beschreibung des Holotypus: Das Fossil zeigt die Ventralseite und ist dorsoventral nicht stark komprimiert, so dass der Käfer teilweise noch dreidimensional erhalten ist. Die Farbe ist schwarz mit Ausnahme der Gruben, die abhängig von der Füllung grau oder weiß erscheinen. Das Exemplar

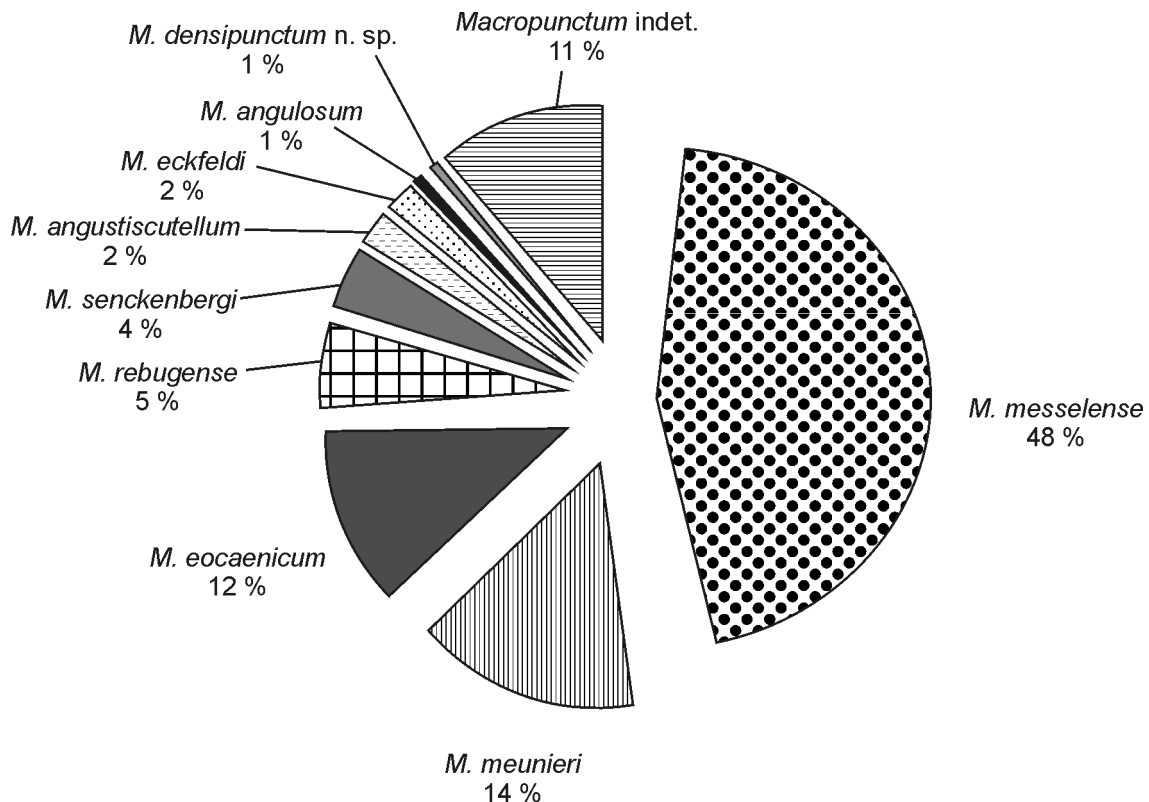


Abb. 59: Zusammensetzung der *Macropunctum*-Fauna des Eckfelder Maares; N = 190.

ist von der Ventralseite erkennbar, und die Flügeldecken klaffen seitlich etwas hervor, so dass sie von der Innenseite sichtbar sind. Es sind neun Elytrenlängsfurchen vorhanden, die mit Gruben besetzt sind. Die jeweiligen Grubendurchmesser scheinen zum Rand hin geringfügig abzunehmen. Auch die Zwischenräume sind vermutlich mit Gruben besetzt, da sich an der linken Elytre ebenfalls rundliche Strukturen zwischen dem ersten und dritten Intervall andeuten. Die Beine liegen mit stark abgewinkeltem Femur-Tibia-Gelenk dem Körper eng an. Das **Prosternum** (PSt) ist nicht komplett erhalten. Die Oberfläche ist mit mittelgroßen, gleichmäßig verteilten Gruben besetzt. Der **caudale Fortsatz** (F) des PSt reicht bis nahe an die Mittelhüften. Die Längsgrube zur Aufnahme der angewinkelten Antennen, entlang der Sternopleuralnaht ist stark zusammengedrückt und nur noch schemenhaft zu erkennen. Die **Vorderbeine** (Vb) sind nur noch als Reste erhalten und liegen etwas seitlich des Prosternalfortsatzes. Das **Mesosternum** (MSt) hat in seiner Mitte eine länglich-ovale **Grube** (G) zur Aufnahme des Prosternalfortsatzes. Ferner umschließt das MSt die Coxalhöhlen um mehr als die Hälfte des eigentlichen Umfanges. Die pleuralen Sklerite des Mesothorax sind durch die Beine verdeckt. Die **Mesocoxa** (MsCx) ist nahezu rund, und ihre Oberfläche ist mit einer Vielzahl von Gruben besetzt, die in seitlich-apikaler Richtung deutlich an Größe zunehmen. Am unteren Ende der Coxalhöhlen schließt sich das **Metasternum** (MtSt) an. Es ist durch eine angedeutete Längsnaht nur unvollständig geteilt. An seiner Seite liegt eine Leiste, die als schmale **Epi-pleure** (Ep) zu deuten ist. Die Größe der Gruben auf dem MtSt nimmt zum Rand hin ab, wohingegen es sich mit der Anzahl genau umgekehrt verhält. Im zentralen Bereich befinden sich die Gruben in lockerer Anordnung. Am Hinterrand des MtSt liegen die im basalen Bereich breiten **Hinterhüften** (MtCx). Wie schon am zweiten Extremitätenpaar angedeutet, so liegen auch hier die Extremitäten gegeneinander abgewinkelt und ruhen in den Aushöhungen der Hinterhüften. Die folgenden fünf Abdominalsternite sind vollständig erhalten und durch deutliche Quernähte voneinander getrennt. Das zweite Sternit ist ca. 1/5 breiter als die anderen. Das letzte ist nahezu dreieckig im Umriss und ca. doppelt so lang wie vorherigen. Die Oberfläche des Abdomens ist dicht mit kleinen Gruben besetzt. Am ersten Sternit nimmt der Grubendurchmesser zum Rand des Abdomens deutlich zu. Die folgenden Sternite sind mit nahezu gleichgroßen Gruben besetzt.

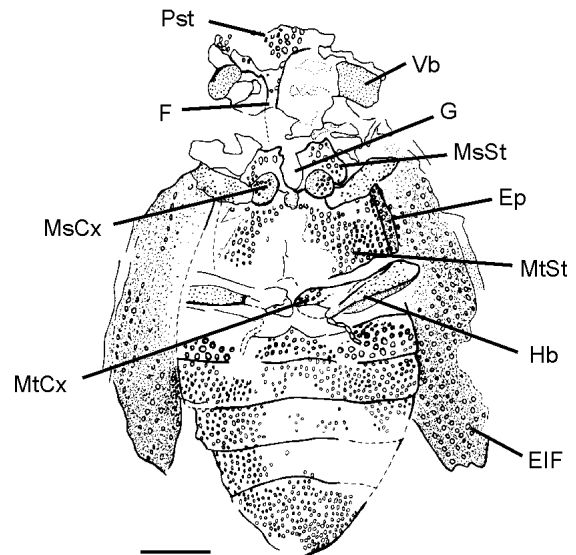


Abb. 60: *Macropunctum densipunctum* n. sp.; Holotypus (PE_2000/955, LS); M = 1 mm.

Derivatio nominis: Die neue Art ist in Anlehnung an die sehr dicht stehenden und zahlreiche vorhandenen Gruben, nach dem lat. "densus" = dicht, benannt worden.

Vorkommen: Eckfelder Maar, ca. 2 km NW Eckfeld bei Manderscheid, Eifel, Deutschland.

Stratum typicum: Mittel-Eozän (Geiseltalium), MP 13, stratigraphischer Bereich ca. 30 cm unter Leithorizont KaLH.

Bemerkungen: Bei *M. densipunctum* n. sp. handelt es sich um die zehnte Art der Gattung *Macropunctum*. Die Gattung ist bislang nur von den Fundstellen Messel und Eckfeld bekannt (u.a. TRÖSTER 1992a, 1994b). Die neue Art unterscheidet sich von den übrigen Arten der Gattung vor allem durch die dicht stehenden Gruben auf der Ventralseite des Körpers, dem Punktmuster auf dem Metasternum und der geringen Größe. Vergleichbar, besonders in Hinblick auf die Größe, ist die neue Art mit *M. angulosum*. Doch bestehen hier vor allem Unterschiede im Bau des Prosternum und im Punktmuster des Metasternums und Abdomen.

Es ist nicht von der Hand zu weisen, dass die neue Art gewisse habituelle Ähnlichkeiten mit Angehörigen der Gattung *Agrypnus* aus Mexiko und Australien aufweist, ein Umstand auf den auch schon TRÖSTER (1994a: 58) aufmerksam gemacht hat.

Betrachtet man die hohe Fundhäufigkeit, die bislang endemische Verbreitung und die damit mögliche Spezialisierung auf bestimmte Habitate und Aufspaltung in mehrere Arten, scheint die Aufstellung einer neuen Art durchaus gerechtfertigt.

Die folgenden Elateridae ließen sich alle aufgrund habitueller Ähnlichkeiten in mehrere "*Macropunctum*-Gruppen" unterteilen, die bereits aus der Grube Messel und dem Eckfelder Maar bekannt sind. Deshalb wird hier auf eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Gruppen verzichtet, da diese besonders ausführlich von TRÖSTER (1991, 1992a, 1994b, 1999) beschrieben wurden.

Macropunctum eckfeldi TRÖSTER, 1992
(Taf. 10, Fig. b)

Der Beschreibung von *M. eckfeldi* lag nur der Holotypus zu Grunde. Im Laufe der Untersuchungen konnte drei weitere Funde dieser Art hinzugefügt werden (neue Paratypen: PE_1996/28 a+b, LS; PE_1994/83, LS; PE_1992/192 a+b, LS). Ausschlaggebend für die Zuordnung waren vor allem das lockere Punktmuster auf dem Pronotum und die Länge des letzten Abdominalsternits (weniger als doppelt so lang wie das vorletzte).

Macropunctum "messelense-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. c)

Diese Gruppe ist mit bislang 91 Fossilien, die häufigste von *Macropunctum* in den Ablagerungen des Eckfelder Maares. Ähnlich verhält es sich in der ca. 5 Ma älteren Fundstelle Messel (TRÖSTER 1992a). Wie bereits von TRÖSTER (1991, 1992a) vermutet wurde, ist diese Gruppe morphologisch sehr uneinheitlich, so dass sich womöglich mehrere Arten in dieser Gruppe befinden. Gemeinsam ist allen Fossilien aber ein ungefähres Längenverhältnis von Flügelänge zu Pronotumlänge von 2,6, weshalb sie zunächst einmal in der "*messelense-Gruppe*" zusammengefasst werden.

Macropunctum "meunieri-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. d)

Die "*meunieri-Gruppe*" ist mit 24 Fossilien, die zweithäufigste Gruppe dieser Gattung. Von der Gesamtlänge ist sie kaum von der vorangegangenen Gruppe zu unterscheiden. Jedoch ist das Punktmuster auf den Abdominalsterniten deutlich aufgelockert, und das fünfte Segment ist mehr als doppelt so lang wie das vierte.

Macropunctum "eocaenicum-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. e)

Bei dieser Gruppe handelt es sich um die größten Angehörigen der Gattung *Macropunctum*. Die An-

zahl der Funde hat sich seit den Untersuchungen von TRÖSTER (1992a) auf 23 erhöht. Auffälligstes Merkmal ist neben der Größe, besonders die Länge des dritten Abdominalsternits, das deutlich länger als das vierte ist. Eine Verwechslung mit *M. eckfeldi* ist aufgrund des Pronotumbaues auszuschließen.

Macropunctum "rebugense-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. f)

Die "*rebugense-Gruppe*" beinhaltet zur Zeit 10 Fossilien. Ausschlaggebend für die Zuordnung der Fossilien in diese Gruppe waren vor allem die längsovalen Hüften und das Punktreifen-Muster auf den Elytren. Hier stehen die Gruben in der neunten Furche extrem dicht.

Macropunctum "senckenbergi-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. g)

Die in diese Gruppe eingeordneten Fossilien belaufen sich derzeit auf 7. Bei ihnen handelt es sich um relativ große Tiere. Im Gegensatz, z.B. zu *M. eckfeldi* oder *M. eocaenicum*, ist bei ihnen aber das vierte Abdominalsternit größer als das dritte. Ferner ist das Pronotum im hinteren Drittel deutlich mit kleineren Gruben bestzt.

Macropunctum "angustiscutellum-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. h)

Diese Gruppe ist bislang nur durch 4 Exemplare vertreten. Die Zuordnung der Fossilien ist durchaus nicht sicher und beruht im wesentlichen auf der Form des Scutellum, dessen Seiten im oberen Drittel nahezu parallel und nach hinten spitz zulaufen.

Macropunctum "angulosum-Gruppe"
(Taf. 10, Fig. i)

Diese recht kleinwüchsige Form der Gattung *Macropunctum* ist bislang in Eckfeld nur durch diesen einen Fund nachgewiesen. Aufgrund einer deutlichen lateralen Kante am Rand des Pronotums wird der Fund in der "*angulosum-Gruppe*" untergebracht. Nach TRÖSTER (1999) ist dieses Merkmal vor allem bei modernen Gruppen, wie der Gattung *Agrypnus*, innerhalb der Agrypnini zu finden. Hier wird diese morphologische Besonderheit als Anpassung an ein bestimmtes Habitat gedeutet. Nähere Untersuchungen stehen hierzu aber noch aus.

Agrypnus sp. indet.
(Elateridae: Pyrophorinae: Agrypnini)

Insgesamt ließen sich 29 Funde dieser Gattung zuordnen, die dann wiederum in sechs unterschiedliche Habitus-Typen gegliedert werden konnte. Die folgenden Gruppen werden in offener Nomenklatur geführt, da sie nicht mit letzter Sicherheit dem rezenten Taxon zugeordnet werden können. Die Funde stimmen mit denen aus der Grube Messel gut überein, so dass in diesem Rahmen auf eine detaillierte Beschreibung verzichtet werden kann, da diese bereits an einer anderen Stelle erfolgte (siehe TRÖSTER 1994a: 13-31).

Agrypnus sp. indet. 1

Aus dieser Gruppe liegt bislang nur ein unvollständiger Fund vor. Er lässt sich aber habituell den von TRÖSTER (1994a) beschriebenen *Agrypnus*-Arten 1-3 zuordnen. Für letztere ließ sich aufgrund der Größe und Form des Scutellums sowie der Zeichnung der Elytren eine Zugehörigkeit zur Gattung *Agrypnus* begründen.

Agrypnus sp. indet. 2

Bislang lassen sich sieben Fossilien dieser Gruppe zuordnen. Alle zeigen im Gesamthabitus die größten Übereinstimmungen mit den *Agrypnus*? spec. 6 aus der Grube das breite Umriss des Scutellum, das neben anderen Merkmalen die *Agrypnus*-Group (*sensu* VON HAYEK 1979) auszeichnet.

Agrypnus sp. indet. 3

Acht Fossilien liegen bislang vor. Diese mittelgroßen Käfer sind *Agrypnus*? spec. 2 und 3 aus Messel sehr ähnlich (TRÖSTER 1994a), so dass eine Zugehörigkeit zur Gattung *Agrypnus* sehr wahrscheinlich ist. Besonders in der Form des Pronotum und des Scutellum sowie im Elytrenmuster stimmen die Fossilien sehr gut überein.

Agrypnus sp. indet. 4

(Taf. 10, Fig. j)

Diese Gruppe ist mit zehn Fossilien aus Eckfeld bekannt und zeigt habituelle und bauliche Übereinstimmungen mit *Agrypnus* sp. indet. 1. Jedoch unterscheidet sich *Agrypnus* sp. indet. 4 durch ihre Größe von nahezu 12,5 mm deutlich von der anderen Art. Ferner liegt die größte Breite des Pronotum im apikalen Bereich des Pronotum und die Flügeldecken sind schlanker.

Agrypnus sp. indet. 5

Es liegt nur ein Fossil vor, dass sich von allen anderen vor allem durch seine Pronotum-Form und die Musterung der Elytren unterscheidet. Auch aus

Messel sind bislang keine Fossilien mit einer solchen Merkmalskombination bekannt.

Die Kopfkapsel bildet dorsal eine eckige Platte, wobei ihre Seitenränder nach vorne divergieren. Das rechte Komplexauge ist fast vollständig erhalten. Das Pronotum ist deutlich breiter als lang und mit zwei Seitenkielen (?) versehen. Auffällig ist auch eine mediane Längsrinne auf dem Pronotum. Vorder- und Hinterrand sind gerade. Das Scutellum ist breit und schildförmig, mit einem spitzwinkligen Hinterende. Die Elytren sind mit neun Furchen versehen. Die Gruben in den Furchen sind nahezu quadratisch. Die zweite und dritte Reihe verschmilzt im hinteren Drittel der Flügeldecken.

Allgemeine habituelle Gemeinsamkeiten mit rezenten Angehörigen der Gattung *Agrypnus* lassen eine Zugehörigkeit dieser Art zur Tribus Agrypnini als wahrscheinlich erscheinen.

Agrypnus sp. indet. 6

Die Art gleicht vor allem *Agrypnus*? spec. 4 aus der Grube Messel (TRÖSTER 1994a). Bislang liegen zwei Funde aus Eckfeld vor, die aber nicht sehr gut erhalten sind. Erkennbar ist aber ein deutlicher Größenunterschied der Punkte in den Reihen acht und neun der Elytren, wie sie für diese Gruppe aus Messel bekannt ist.

Lacon? sp. indet.

(Elateridae: Pyrophorinae: Agrypnini)

(Taf. 10, Fig. k)

Eine Zuordnung der Fossilien zu rezenten Angehörigen der Gattung kann nicht zweifelsfrei erfolgen, da wichtige Merkmale des Tarsus und der Ventralseite fehlen. Jedoch reicht das Mesosternit so weit in Richtung der Mesocoxalhöhlen, dass eine Beteiligung des Mesepisternits an der Begrenzung der Mesocoxalhöhlen auszuschließen ist (z.B. PE_2000/345 a+b, LS). Dieses wichtige Merkmal innerhalb der Tribus Agrypnini ist besonders bei der Gattung *Lacon* ausgebildet (TRÖSTER 1994a: 35). Unterstützt wird die Gattungszuweisung noch durch die kurzen lanzettförmigen Haare innerhalb der Grube. Insgesamt liegen aus dem Eckfelder Maar fünf Fossilien vor, die sich habituell mit denen aus Messel beschriebenen *Lacon*-Angehörigen übereinstimmen. Ähnlichkeiten, wie sie von den verschiedenen *Agrypnus*- und *Macropunctum*-Gruppen vorliegen, können hier nicht festgestellt werden.

Lanelater nicoleae n. sp.

(Elateridae: Pyrophorinae: Agrypnini)

(Abb. 61, Taf. 10, Fig. n)

Holotypus: PE_2000/349 a+b, LS; Paratypen: PE_1994/79 a+b, LS, PE_1993/256 a+b, LS, PE_1992/79, LS.

Maße (in mm): Fossillänge 31,05; Pronotumlänge / -breite 8,23 / 7,83; Elyternlänge / -breite 15,79 / 4,86; Kopf­länge / -breite 2,16 / 2,43; Länge 1. Antennenglied 1,21; Länge linke Tibia 3,64; Abdominaltergite II-V: 1,48, 1,75, 1,62, 3,1.

Beschreibung des Holotypus: Der Käfer liegt dorsoventral im Sediment eingebettet. Kopf, Antennen, Pronotum und Elytren sind erhalten. Von den Vorderbeinen sind nur Fragmente erhalten. Die Kopfkapsel ist nach vorne gerichtet und an der Vorderkante leicht konvex vorschwingend. Die lateralen Ränder sind im Bereich der Augen leicht konkav gebuchtet. Die Antennen sind fast vollständig erhalten. Das erste Glied ist leicht gebogen und vergrößert. Das Pronotum ist etwas länger als breit. Die Vorderkante ist gerade verlaufend, die Ecken sind stark gerundet. Auffallend ist eine deutliche Kante am Seitenrand des Pronotums. Sie setzt im vorderen Drittel des Pronotums ein und verläuft dann parallel bis zu den spitz ausgezogenen Hinterwinkeln des Halsschildes. Aufgrund der nur geringen Kompaktion des "Ölschiefers" ist die leichte Wölbung des Pronotums noch erkennbar. Das Scutellum ist nur noch im Umriss überliefert. Es ist leicht auf das Pronotum aufgeschoben. Die Elytren sind lang und lanzettförmig. Sie tragen neun feine Längsfurchen, die am Grund mit feinen Gruben besetzt sind. Die fünf äußeren Furchen sind deutlicher ausgeprägt als die restlichen, der Körpermitte genäherten Furchen. Zwischen den weit gespreizten Flügeldecken sieht man auf die Oberseite des Abdomen, wo vor allem die durchscheinenden Umrisse der Ventralseite zu erkennen sind.

Die Struktur des Prosternum ist nicht überliefert. Die Furche entlang der Sternopleuralnaht ist aber teilweise zu erahnen, da die seitlichen Bereiche dieser Struktur stärker sklerotisiert gewesen sind. Der Mesothorax ist nahezu unverdrückt, so dass die Umrisse des **Mesosternum**, **Mesepisternum** und **Mesepimeron** gut zu erkennen sind. Alle drei sind an der Begrenzung der Mesocoxa beteiligt. Das Metasternum ist durch eine mediane Längsnaht geteilt. Die Metacoxalplatten sind median sehr breit und werden zu den lateralen Bereichen hin immer schmaler. Vom Femur und der Tibia ist jeweils nur der schlanke Umriss zu sehen. Die einzelnen Tarsalglieder sind schlecht erhalten und nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Besonders die Kopfkapsel und das Pronotum sind mit einer Vielzahl von kleinen Gruben besetzt.

Derivatio nominis: Nach Frau NICOLE DETERT, die das Zustandekommen der vorliegenden Arbeit stets sehr unterstützt hat.

Vorkommen: Eckfelder Maar, ca. 2 km NW Eckfeld bei Manderscheid, Eifel, Deutschland.

Stratum typicum: Mittel-Eozän (Geiseltalium), MP 13, stratigraphischer Bereich 64 cm unter Leithorizont S8.

Bemerkungen: Die durch TRÖSTER (1993a) beschriebenen *Lanelater*-Spezies aus der Grube Messel gehören zu den ältesten Angehörigen dieser Gattung. Rezent sind bis zu 80 Arten bekannt, die außer in der Neotropis und der Antarktis nahezu weltweit verbreitet sind (VON HAYEK 1979). Die Eckfelder Exemplare zeigen sehr große habituelle Übereinstimmungen mit den Messeler und den rezenten Arten, so dass eine Zuordnung zur Gattung

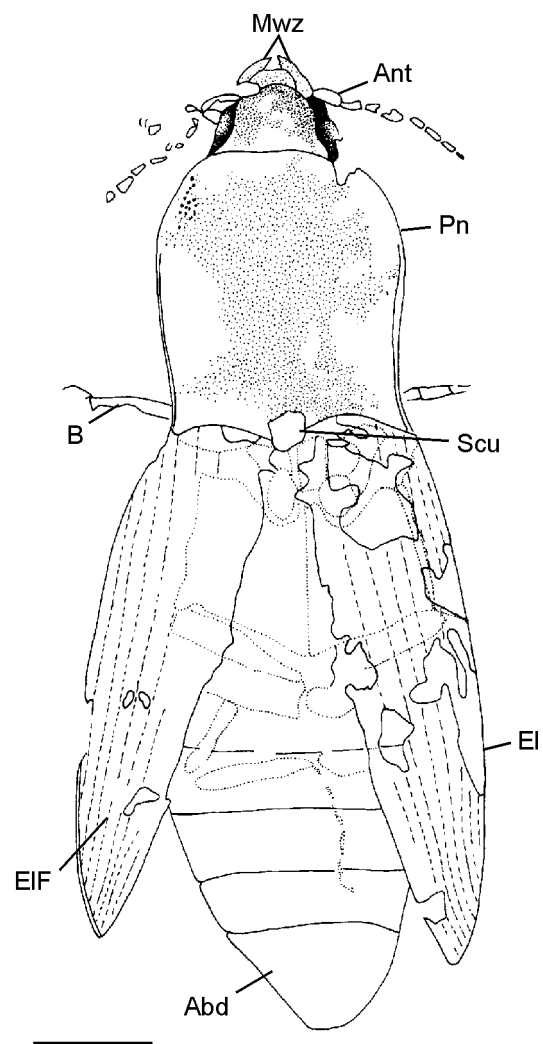


Abb. 61: *Lanelater nicoleae* n. sp.; Holotypus (PE_2000/349 a+b, LS); M = 4 mm.

Lanelater als gerechtfertigt erscheint. Die neue Art aus Eckfeld wurde im wesentlichen aufgrund ihrer Größenunterschiede zu den Messeler-Exemplaren aufgestellt, da ansonsten morphologisch keine Unterschiede zu den 5 Ma älteren Exemplaren bestehen. *L. nicoleae* n. sp. ist im Gegensatz zu *L. verae* um 36 % größer.

Im Hinblick auf die noch ungeklärte Position der Gattung *Lanelater* innerhalb der Pyrophorinae, können auch die neuen Funde keine Klärung liefern, da eine Revision der rezenten *Lanelater*-Arten bislang noch nicht erfolgt ist und somit keine synapomorphen Merkmale bekannt sind, die die Monophylie von *Lanelater* innerhalb der Pyrophorinae sichert.

13.3.8.2 Athoinae

Athous? sp. indet.

(Elateridae: Athoinae)

(Abb. 62)

Es liegt bislang nur eine isolierte Elytre aus dem Eckfelder Material vor. Es stimmt in Größe und Feinheit der Zeichnung innerhalb der Elytren-Intervalle gut mit der Art *Athous* s. lat. *holmgreni* aus dem Eozän von Spitzbergen überein (BIRKET-SMITH 1977).

Die Elytre hat einen gerade verlaufenden Seitenrand, der in Richtung des Apex konvergiert. Die Spitze fehlt. Von den Punktstreifen sind acht deutlich zu sehen. Die Streifen vier und fünf laufen im apikalen Drittel der Flügeldecke zu einem gemeinsamen Punktstreifen zusammen.

Die Flügeldecke ist nur reliktsch erhalten. Dennoch lassen sich aufgrund der auffälligen Flügelzeichnung gewisse Rückschlüsse auf die generische Zuordnung des Fundes machen. Ähnliche Flügelformen und Punktstreifenmuster finden sich auch bei den Gattungen *Elater*, *Melanotius* und *Semiothus* (BIRKET-SMITH 1977). Doch nur bei *Athous* sind die Punktstreifen in so dichter Form mit Gruben besetzt und dicht behaart. Gleiches gilt auch für die Intervalle. Bei starker Vergrößerung sind kleine unscheinbare Gruben zu erkennen, die vermutlich mit Haaren besetzt waren.

Der Nachweis der Athoinae im Eckfelder Maar muss aber unter großem Vorbehalt betrachtet werden, da bislang nur eine isolierte Elytre vorliegt. Weitere und komplettere Funde könnten hier die nötige Sicherheit bringen.

Biologie und Paläobiogeographie: Ansatz für eine biologisch-paläogeographische Betrachtung liefern im wesentlichen nur die Angehörigen der Tribus Agrypnini, die mit über 60 % das

dominierende Faunenelement innerhalb der Elateridae stellen. Über die ökologischen Ansprüche und die verschiedenen Entwicklungszyklen der einzelnen Angehörigen der Tribus sind bislang nur wenige Daten zusammengetragen worden (VON HAYEK 1973, 1979). Dabei wurden tropische und subtropische Arten kaum berücksichtigt. Bei den Eckfelder Exemplaren, wie auch die Messeler Arten, handelt es sich aber überwiegend um Angehörige, die vornehmlich aus der Orientalis und dem indomalyschen-australischen Raum stammen (TRÖSTER 1994a). Im Falle der Gattung *Lacon* lassen sich auch biogeographische Beziehungen zur Neotropis herstellen. Dies alles lässt auf ein subtropisches bis gemäßigtes Klima im Eifel-Raum während des Tertiärs schließen, was auch durch andere Tiergruppen und botanische Funde bestätigt wird.

Betrachtet man die tiergeographische Verbreitung der Agrypnini, so ist die Tribus zwar weltweit verbreitet, aber mit einem deutlichen Schwerpunkt in der Äthiopis und Orientalis (VON HAYEK 1973, 1979). Hier ist vermutlich auch der Ursprung der Gruppe zu suchen. Da bereits 75 % der heutigen Angehörigen der Tribus im Eozän Mitteleuropas vertreten waren und speziell die Gattung *Agrypnus* sehr artenreich gewesen zu sein scheint, spricht vieles für einen temporären Entwicklungsschwerpunkt mancher Teilgruppen der Agrypnini in der Paläarktis.

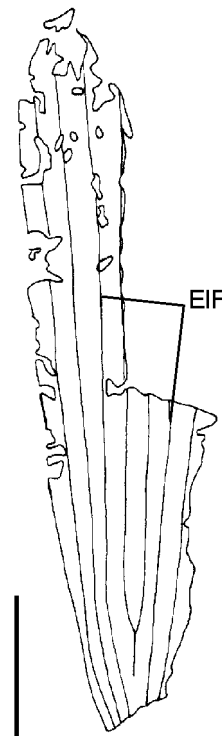


Abb. 62: *Athous?* sp. indet.; isoliertes Elytren-Fragment (PE_2000/347, LS); M = 1 mm.

Womöglich erfolgte von hier aus die Besiedlung der gesamten Holarktis und z.B. mit der Gattung *Lacon* auch der Neotropis. Wanderwege waren zumindest im Paläogen für gewisse Zeitabschnitte vorhanden (u.a. MANCHESTER 1999). Für die Gattung *Macropunctum* scheint vieles für eine endemische Verbreitung hinzudeuten, da sie bislang nur aus Eckfeld und Messel bekannt ist.

Spezielle Weichteilerhaltung: Unter den Funden aus dem Jahr 2002 befindet sich auch ein Exemplar mit sogenannter "Weichkörper-Erhaltung". Hierbei handelt es sich vermutlich um verhärtete Drüsensekrete der männlichen Geschlechtsanhangdrüsen (**Ektadenien**). Das vorliegende Exemplar (PE_2000/2213, LS) kann aufgrund habituel-ler Übereinstimmungen zu den Elateriden, speziell zur Gattung *Agrypnus* gestellt werden. Die Drüsen sind in Form zweier spiraliger Schläuche im hinteren Abdomen erhalten (Taf. 110, Fig. 1, m). Erstaunlicherweise sind sie im Gegensatz zu den stark sklerotisierten Elytren nicht komprimiert, sondern dreidimensional erhalten.

Funde mit ähnlich erhaltenen Strukturen liegen bislang nur aus den Ablagerungen des Geiseltal und der Grube Messel vor (VOIGT 1938; LUTZ 1990). In beiden Fällen handelt es sich auch um Angehörige der Elateriden, bei denen dieser bemerkenswerte Erhaltungszustand zu beobachten ist. Dies könnte möglicherweise einen Hinweis auf spezielle Bedingungen (pH-Wert, Temperatur etc.) während der Fossilisation geben, die dazu führten, dass die Sekrete in den Drüsen frühzeitig koagulierten und sich verhärteten.

Elateridae indet.

Ein Großteil der Funde, ca. 38 %, wird in der offenen Nomenklatur geführt. Für diese Fossilien ist eine eindeutige Zuordnung zu einem rezenten Taxon nicht möglich, weshalb sie lediglich in Gruppen morphologisch ähnlicher Individuen zusammengefasst werden (siehe auch TRÖSTER 1994a). Insgesamt konnten 16 verschiedene Gruppen unterschieden werden, die nicht Angehörigen der vorher beschriebenen Tribus *Agrypnini* zugeordnet werden können (Anhang B).

13.3.9 Lycidae (Rotdeckenkäfer)

Die meisten der nahezu 3500 bekannten Arten der Lycidae leben in den Tropen (LAWRENCE & BRITTON 1991). Auffälligstes Merkmal dieser Familie sind die Elytren, auf denen durch quer- und längs-stehende Leisten ein netz- bis maschenförmiges

Muster ausgebildet wird. Zudem sind bei vielen Taxa die distalen Bereiche der Elytren verbreitert, so dass die Tiere eine rundliche Gestalt haben. Extrem ist dies z.B. bei *Lycus ampliatus* ausgebildet.

Die Lebensweise der rezenten Lycidae ist bislang wenig untersucht. Die Imagines werden häufig auf Laub oder in Blumen gefunden, wo sie sich von Nektar ernähren. Von einigen Taxa ist jedoch auch bekannt, dass sie als voll entwickeltes Insekt keine Nahrung mehr zu sich nehmen. Die Larven kommen unter der Rinde oder in Spalten von Bäumen vor, wo sie sich von flüssiger Nahrung ernähren (CROWSON 1981).

Die Lycidae sind bisher aus dem Alt-Tertiär vor allem aus dem Baltischen Bernstein bekannt (SPAHR 1981). Einige wenige Funde liegen auch aus dem Miozän von Florissant (USA) vor (WICKHAM 1914). Das Exemplar aus dem Eckfelder Maar gehört damit zu den ältesten Angehörigen dieser Familie.

Lycidae gen. et sp. indet.

(Abb. 63, Taf. 11, Fig. i)

Untersuchtes Material: PE_1990/1030 a+b, LS.

Maße in (mm): Gesamtlänge 6,21; Antennenlänge 5,13; Elytrenlänge 4,72.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist nahezu vollständig erhalten und von der Dorsal-Seite sichtbar. Der Kopf ist prognath. Auffällig sind vor allem die langen Antennen, von denen zehn Segmente noch erhalten sind. Das erste Glied ist verdickt und kräftig gebaut. Die nachfolgenden Antennenglieder sind fadenförmig und an den Gelenken etwas knotig verdickt. Vom Pronotum sind nur noch Reste vorhanden.

Die Flügeldecken bedeckten das ganze Abdomen, klaffen aber distal weit auseinander und geben somit den Blick auf das Abdomen frei. Einzelne Strukturen der Tergite sind aber nicht sichtbar. Die Elytren sind an der Basis ungefähr auf die Breite des Pronotums verschmälert. Distal verbreitern sie sich deutlich, so dass insgesamt der Eindruck eines "birnenförmigen" Umrisses entsteht. Die Oberfläche der Flügeldecke ist nur noch in manchen Bereichen erkennbar. Sie zeigt aber deutlich die gitter- bis netzförmige Struktur, die für Angehörige der Lycidae typisch ist. Von den Extremitäten sind nur noch Reste der vorderen Beine erhalten, die aber keine weiteren Strukturen zeigen.

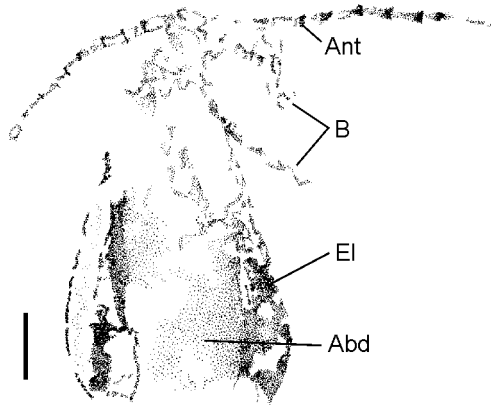


Abb. 63: Lycidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar (PE_1990/1030, LS); M = 1 mm.

Bemerkungen: Aufgrund der schlechten Erhaltung ist eine genauere Bestimmung nicht möglich. Nach dem allgemeinen Habitus mit den distal verbreiterten Elytren ist eine Zugehörigkeit zur Unterfamilie **Lycinae** sehr wahrscheinlich. Angehörige der Lycinae sind auch mit mehreren Gattungen bereits aus dem Baltischen Bernstein bekannt (SPAHR 1981).

13.3.10 Dermestidae (Speck- und Pelzkäfer)

Dermestiden sind heute mit ca. 950 Arten weltweit verbreitet (MROCZKOWSKI 1968). Bekannt sind die nur bis zu 1,5 cm groß werdenden, unscheinbaren Käfer vor allem als Schädlinge in Wolle, Seide, Fellen und Pelzen. Als Kulturfolger sind viele Arten durch den Menschen weltweit verbreitet worden, so dass die Ernährungsgewohnheiten der Dermestiden heute recht gut untersucht sind. So ernähren sich die Larven und Imagines vor allem von speziellen Kadaverresten (Haare, Federn, Horn, Hufe). Die Nutzung dieser aus Keratin bestehenden Nahrung wird den Dermestiden durch einen spezielles Ferment im Verdauungssystem ermöglicht (BEAL 1954). Fossil ist diese Gruppe seit dem Cenoman/Turon sicher bekannt, doch sind die meisten dieser Fossilien revisionsbedürftig (MROCZKOWSKI 1968: 70, 77). Somit zählen die Funde aus dem Eckfelder Maar und Florissant mit zu den ältesten sicheren Angehörigen dieser Familie.

Das Eckfelder Exemplar gehört vermutlich zur Gattung *Attagenus* LATREILLE, die nahezu weltweit verbreitet ist. Lediglich in der Australis und Neotropis scheint sie heute zu fehlen. Ihre Hauptverbreitung hat diese Gattung in der Paläarktis.

Attagenus? sp. indet.
(Dermestidae: Attageninae)
(Abb. 64, Taf. 11, Fig. h, i)

Untersuchtes Material: PE_1990/961, LS, PE_1994/36 a+b, LS, PE_1994/51 a+b, LS, PE_2000/995 a+b, LS, PE_2000/996 a+b, LS, PE_2000/997 a+b, LS.

Maße in (mm): Gesamtlänge 6,34; Pronotumlänge 0,94; Elytrenlänge 4,1; Antennenlänge 4,18; Länge des letzten Antennengliedes 0,74.

Beschreibung: Die meisten Fossilien sind von der Dorsalseite zu sehen. Teile des Kopfes sind bei allen Exemplaren schlecht erhalten. Jedoch sind überall die **Antennen**, meist komplett erkennbar. Sie bestehen aus elf Gliedern, wovon das erste und das letzte jeweils verlängert ist. Auffällig ist hier vor allem das letzte Glied, welches deutlich verlängert ist und apikal auch ein wenig verbreitert zu sein scheint. Das **Pronotum** ist rechteckig bis trapezoidal und zeigt eine deutliche, runzelige Oberflächenstruktur, die sich auch auf den **Elytren** fortsetzt. Diese klaffen hinten leicht auseinander, so dass das Abdomen sichtbar ist. Die Flügeldecken sind glattrandig und konvergieren in Richtung des Apex. Die **Extremitäten** sind nur noch in Resten erhalten.

Bemerkungen: Den 170, fast weltweit verbreiteten, Arten der Gattung *Attagenus*, stehen bislang 11 fossile Arten der Dermestidae gegenüber, deren stratigraphische Reichweite vom der Trias? bis ins Miozän reicht (siehe Tab. 3). Durch Vergleich mit der Ausbildung der Antennen rezenter Dermestiden lässt sich eine Einordnung in die Unterfamilie **Attageninae**, Gattung *Attagenus* vornehmen, weil die fossil erhaltenen Exemplare ein ähnlich langes letztes Fühlerglied besitzen (siehe z.B. IMHOFF 1856: Taf. XVI, Fig. 8b). Bei Angehörigen der Gattung *Attagenus* LATREILLE ist dies bei den Weibchen ausgebildet. Der etwas längliche Habitus der Fossilien entspricht ebenfalls manchen Arten in dieser Gattung. Da aber die Ventralseite bei keinem Exemplar zu sehen ist, erfolgt hier kein näherer Vergleich mit rezenten Arten.

Zoogeographie: Betrachtet man die zoogeographische Verbreitung der Gattung *Attagenus* LATREILLE (Abb. 65), so fällt auf, dass sie in der Paläarktis und der Äthiopis ihre größte Diversität hat (Nord-Amerika: 9 sp., Paläarktis: 77 sp. + speziell Asien: 19 sp., Orientalis: 11 sp., Äthiopis: 61 sp.). In Süd-Amerika und Australien fehlt sie völlig (MROCZKOWSKI 1968). Dies legt den Schluss nahe, dass Arten der Gattung *Attagenus* schon vor dem Auseinanderbrechen der Nordkontinente, von einem bisher unbekannten Zentrum (westliche Paläarktis?), den Norden besiedelt haben. Die Besied-

Tab. 3: Übersicht über die fossilen Angehörigen der Dermestidae

Taxa	Alter / Lokalität	Referenz
<i>Dermestes larvalis</i> *	Ober-Kreide (Burmesischer Bernstein)	COCKERELL (1917: 4)
<i>Dermestes pauper</i> *	Unter-Miozän (Radoboj)	HEER (1847: 43)
<i>Dermestes tertiarius</i> *	oberes Eozän (Florissant)	WICKHAM (1912: 14)
<i>Attagenus aboriginalis</i>	oberes Eozän (Florissant)	WICKHAM (1913: 361)
<i>Orphilus dubius</i>	oberes Eozän (Florissant)	WICKHAM (1912: 15)
<i>Cryptorhopalum electron</i>	Oligozän / Miozän (Mexikanischer Bernstein)	BEAL (1972: 317)
<i>Reeveana intermedia</i> **	Trias (Queensland)	DUNSTAN (1923: 49)
<i>Reeveana major</i> **	Trias (Queensland)	DUNSTAN (1923: 48)
<i>Reeveana minor</i> **	Trias (Queensland)	DUNSTAN (1923: 50)
<i>Tryoniopsis granulata</i> **	Trias (Queensland)	DUNSTAN (1923: 52)
<i>Tryoniopsis punctata</i> **	Trias (Queensland)	DUNSTAN (1923: 51)

* Species incertae sedis; ** Genera incertae sedis

lung der Nearktis war zumindest vom Paleozän bis ins Oligozän? von Europa aus möglich (STRAUCH 1970). Botanische Funde belegen für diesen Zeitraum ein subtropische Klima (MANCHESTER 1999). Eine Ausbreitung von Nord- nach Südamerika wäre nur in einem Zeitraum von der Ober-Kreide bis ins

Paleozän möglich gewesen (BRIGGS 1994; DONNELLY 1985, 1988; ITURRALDE-VINENT & MACPHEE 1999). Danach bestand keine landfeste Verbindung mehr zwischen den Kontinenten. Gleiches gilt auch für einen Weg vom afrikanischen Kontinent in die Neotropis.

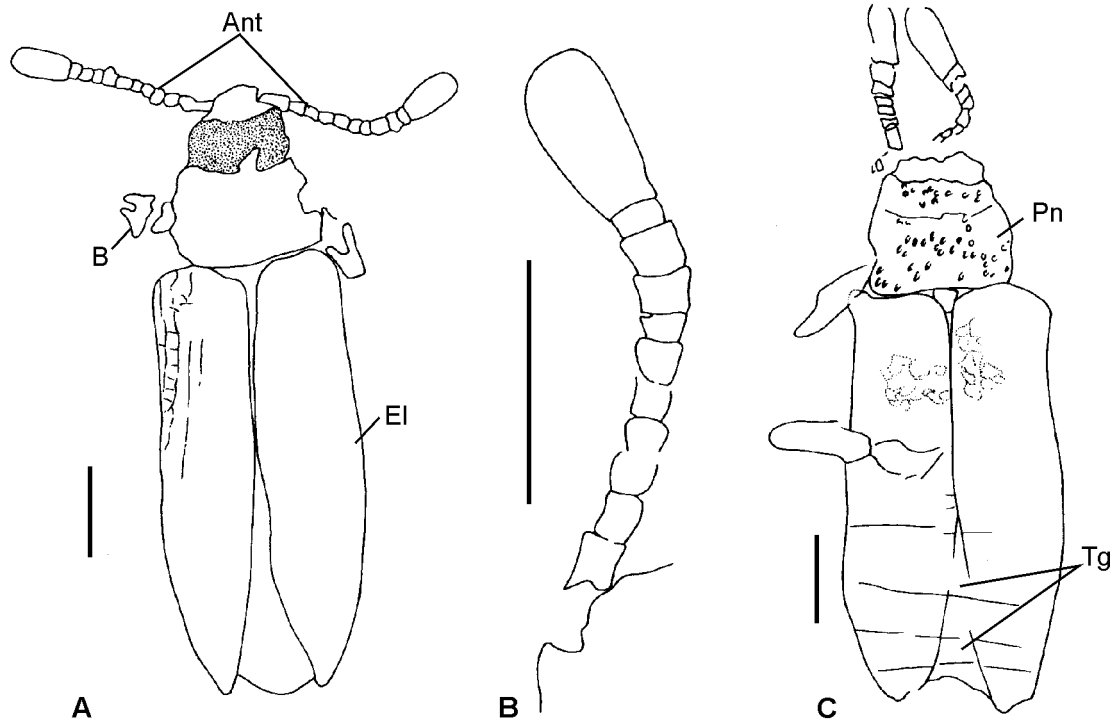


Abb. 64: *Attagenus?* sp. indet.; A: vollständiges Exemplar (PE_2000/995 a+b, LS); B: Detail-Ansicht der Antenne (PE_2000/995 a+b, LS); C: vollständiges Exemplar (PE_2000/997 a+b, LS); M = 1 mm.

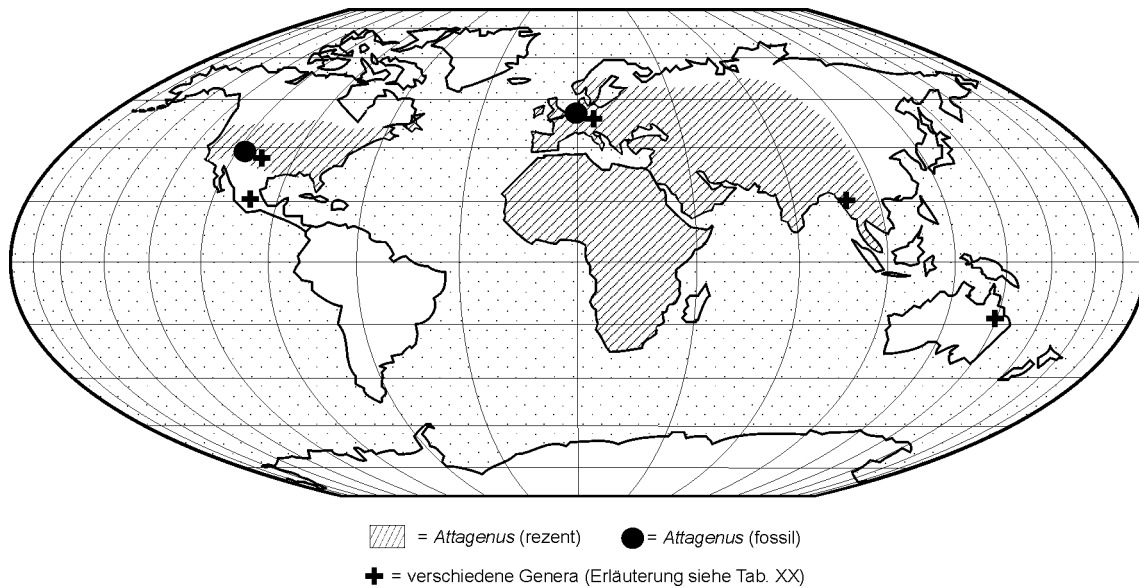


Abb. 65: Verbreitung rezenter und fossiler Angehöriger der Gattung *Attagenus* LATREILLE.

13.3.11 Cleridae (Buntkäfer)

Die Cleridae sind eine kleine Familie innerhalb der Käfer. Sie sind mit ca. 4000 Arten vornehmlich in den tropischen Regionen der Erde verbreitet. Nur wenige Gattungen und Arten sind in den kaltgemäßigten Regionen zu finden (CORPORAAL 1950; FREUDE et al. 1979).

Über die Fortpflanzung, Entwicklung und Ernährung der Buntkäfer ist relativ wenig bekannt, sieht man von den mitteleuropäischen Arten ab (FREUDE et al. 1979). Die meisten Angehörigen der Cleridae leben räuberisch, sowohl als Larven als auch als Imagines, und ernähren sich von anderen Insekten und deren Entwicklungsstadien.

Insgesamt findet diese Gruppe wenig Beachtung, so dass bislang für die Unterfamilien der Cleridae ein nach phylogenetischen Gesichtspunkten erarbeitetes System und eine moderne Gattungsrevision fehlt (GERSTMIEIER 1998). Dieser Umstand erschwert die Bearbeitung fossiler Formern erheblich, da sie meist nur wenige morphologische Details zeigen. Bislang sind auch nur wenige Angehörige der Cleridae aus dem Baltischen Berstein und Kopal beschrieben worden (SPAHR 1981). Aus dem Eckfelder Maar liegen mittlerweile vier Exemplare vor. Aus der Grube Messel ist bislang nur ein isoliertes Elytrenpaar bekannt (Inv.-Nr. MeI 6334, eigene Untersuchungen). Damit gehören die Funde aus Eckfeld und Messel mit zu den ältesten Angehörigen dieser Gruppe.

Untersuchtes Material: PE_1992/343 a+b, LS, PE_1997/24, LS, PE_2000/991, LS; PE_2000/998 a+b, LS.

Beschreibung: Eine Gesamtbeschreibung der erhaltenen Funde fällt schwer, da sie z.T. sehr reliktär erhalten sind. Deshalb werden an dieser Stelle nur die Fühler und die Flügeldecken berücksichtigt. Bei PE_1992/343 a+b ist der Fühler mit den apikalen Gliedern erhalten. Es ist deutlich zu sehen, dass sie ab dem siebten Glied gesägt ausgebildet sind. Das letzte Glied ist ca. doppelt so lang wie das vorherige. Die Flügeldecken sind kompakt und \pm parallel verlaufend. Die Oberfläche ist in allen Fällen dicht punktiert.

Bemerkungen: Obwohl der gesamte Käfer (PE_1992/343 a+b, LS) vollständig mit Pyritframboiden überzogen ist, sind die Fühler noch gut zu identifizieren. In dieser Kombination (gesägt ab dem siebten Segment) tritt dies nur bei Angehörigen der Unterfamilie *Tillinae* auf (GERSTMIEIER 1998).

13.3.12 Coccinellidae (Marienkäfer)

Marienkäfer (Coccinellidae) gehören mit zu den auffälligsten Insekten, obwohl die meisten Arten eher klein und eiförmig sind, so dass ihre Bestimmung meist große Schwierigkeiten bereitet. So fasziniert bei ihnen vor allem der Polymorphismus, das heißt die Verschiedenartigkeit der Färbung. Besonders bekannt ist dies vom einheimischen Zweipunkt (*Adalia bipunctata*) und Zehnpunkt (*Adalia decempunctata*). Coccinellidae sind sich heute mit über 4000 Arten nahezu weltweit verbreitet (FÜRSCH 1996; HODECK 1973).

Die Imagines und Larven der Marienkäfer leben offen auf Pflanzen oder am Boden (HODECK 1973). Zum Schutz vor Fraßfeinden dienen bei Angehöri-

gen der Coccinellidae die auffälligen Warnfarben auf den Elytren und das sogenannte Reflexbluten. Der größte Teil der Marienkäfer ernährt sich von Blatt- und Schildläusen. Manche Arten hingegen ernähren sich ausschließlich von Spinnenmilben, Mehltäupilzen oder sogar Pollen (HODECK 1973). Nur wenige fossile Coccinellidae sind bekannt. Vereinzelt liegen Funde aus dem Oligozän und Miozän von Europa und den USA vor, die aber sehr schlecht erhalten sind (CARPENTER 1992; SCHAWALLER 1986). Anders sieht es mit den Funden aus dem Baltischen Bernstein aus, woraus bislang mehrere Arten rezenter Gattungen, teilweise auch mit Larven, in einem guten Zustand überliefert sind (SPAHR 1981).

Coccinellidae gen. et sp. indet.
(Abb. 66)

Untersuchtes Material: PE_1993/107, LS.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist nahezu vollständig erhalten. Lediglich die Extremitäten sind nicht überliefert oder, wie für viele Käfer

typisch, unter dem Körper angewinkelt liegend. Die Gesamtlänge beträgt 3,3 mm. Der **Kopf** ist nur teilweise sichtbar, da er unter den Halsschild zurückgezogen ist. Die rechte **Antenne** liegt mit ihrem apikalen Ende auf der Außenkante des Pronotums auf. Die genaue Anzahl der Antennenglieder ist nicht zu rekonstruieren. Die letzten drei Glieder sind aber verdickt und zu einer Keule entwickelt. Das **Pronotum** ist rechteckig im Umriss, und die cranialen Ecken sind leicht gebogen und zu Spitzen ausgezogen. Der Vorderrand ist leicht eingebuchtet. Der Hinterrand verläuft gerade. Das **Scutellum** ist recht groß und halbkreisförmig im Umriss. Die **Elytren** verlaufen basal nahezu parallel zueinander, werden zum Apex hin sehr schmal und enden in einer gerundeten Spitze. Aufgrund der postmortalen Deformation klaffen die Flügeldecken apikal auseinander, was auf einen ursprünglich stark konvexen Bau der Flügeldecken schließen lässt.

Bemerkungen: Das Fossil kann aufgrund des allgemeinen Habitus und der gekeulten Antenne zu den Coccinellidae gestellt werden. Eine weitere systematische Zuordnung ist wegen der unvollständigen Überlieferung, vor allem der Ventralseite sehr schwierig. Da das vorliegende Exemplar schwarz oder grau gefärbt und stark behaart war, scheint eine Zugehörigkeit zur Tribus **Scymnini** möglich (HODECK 1973).

13.3.13 Colydiidae (Rindenkäfer)

Die Colydiidae sind eine kleinere Gruppe innerhalb der Coleoptera über deren Lebensweise bislang nur wenig bekannt ist. Insgesamt sind ca. 1300 Arten bekannt, die nahezu weltweit verbreitet sind, aber einen deutliche Verbreitungsschwerpunkt in den Tropen haben (IVIE & SLIPINSKI 1990). Der überwiegende Teil der Colydiidae ernährt sich von Pflanzenmaterial, Flechten, Moosen und Pilzen, aber einige Angehörige, z.B. die Gattungen *Lasconotus* ERICHSON und *Bothrideres* DEJEAN sind räuberisch und ernähren sich von xylophagen Insekten (VOIGT 1967).

Fossil sind Angehörige der Colydiidae bereits aus dem oberkretazischen Burmesischen Bernstein (bis Eozän?) bekannt (RASNITSYN & ROSS 2000; ROSS & JARZEMBOWSKI 1993), wo bislang aber nur sechs Exemplare vorliegen. Weit häufiger sind sie im Baltischen Bernstein zu finden (SPAHR 1981). Aus im Alter vergleichbaren limnischen Ablagerungen ist hier noch ein isolierter Fund aus der Grube Messel zu nennen (TRÖSTER 1993c). Aus dem Neogen sind bislang nur die Funde aus der nordamerikanischen Fundstelle Florissant bekannt (WICKHAM 1914).

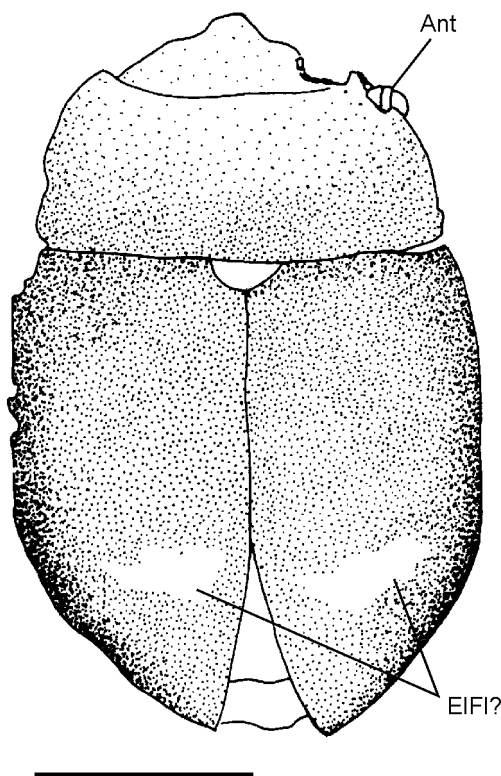


Abb. 66: Coccinellidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_1993/107, LS); M = 1 mm.

Colydiidae gen. et sp. indet.
(Taf. 11, Fig. k, l)

Untersuchtes Material: PE_2000/992, LS;
PE_2000/993 a+b, LS, PE_2000/994, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 4,59; Kopflänge 0,74; Pronotumlänge / -breite 0,67 / 1,08; Abdomenlänge 2,97; Sternite 1-5: 0,67, 0,15, 0,13, 0,13, 0,15; Abstand zw. Metacoxae 1,08.

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare sind alle in Ventral-Ansicht erhalten. Auffälligstes Merkmal sind die kräftigen Längsrippen auf dem Pronotum und den Flügeldecken, die sich deutlich von der Dorsal-Seite durchprägen. Der Kopf verjüngt sich distal und ist an seiner Spitze leicht gerundet. Von den Antennen sind auf der rechten Seite bei PE_2000/992, LS nur noch wenige Segmente zu erkennen. Das Pronotum ist etwas breiter als lang. Die Seitenkanten sind leicht ausgebuchtet. Das Mesosternum ist trapezoidal im Umriss und reicht bis zwischen die Mesocoxae. Diese sind rundlich und ungefähr um die doppelte Länge ihres eigenen Durchmessers voneinander getrennt. Das Mesepimeron ist nicht sichtbar. Das Metasternum verjüngt sich leicht nach vorne, so dass die Metepisterna proximal ungefähr doppelt so breit wie distal sind. Die Metacoxae sind ebenfalls rundlich und liegen ungefähr auf Höhe der Metepisterna. Der Übergang zu den angrenzenden Sterniten verläuft gerade. Insgesamt sind fünf Sternite sichtbar. Das erste ist etwa so lang wie die drei nachfolgenden. Alle nachfolgenden Sternite (2-5) verjüngen sich kontinuierlich bis zum Abdomenende. Das letzte Abdominalsegment ist distal deutlich gerundet.

Bemerkungen: Die Exemplare zeigen große habituelle Übereinstimmungen mit dem Exemplar aus der Grube Messel. Vor allem die Skulptur der Elytren und die Form des Kopfes ist bei beiden Exemplaren ähnlich ausgeprägt. Dies ist insoweit nicht verwunderlich, da bereits bei anderen Käfer-Familien (z.B. Elateridae, Buprestidae, Chrysomelidae) gezeigt werden konnte, dass sich auf Gattungs- und Artniveau große Übereinstimmungen zwischen den beiden Fundstellen ergeben haben.

Im Vergleich mit rezenten Taxa sind hier vor allem Angehörige der Gattungen *Pseudobothrideres* GROUVELLE und *Colydium* FABRICIUS zu nennen, die aufgrund einer ähnlichen Oberflächenstruktur der Elytren und des Pronotums gut mit den Exemplare aus Eckfeld und Messel gut übereinstimmen. Letztere Gattung ist auch aus dem Baltischen Bernstein bekannt (SPAHR 1981). Beides sind Angehörige

der Unter-Familie **Colydiinae**. Sie gehören ebenfalls zu den räuberisch lebenden Colydiidae, die überwiegend den Larven der Borkenkäfer nachstellen (VOIGT 1967).

13.3.14 Tenebrionidae (Schwarzkäfer)

Angehörige der Tenebrionidae sind heute mit weit über 15000 Arten weltweit verbreitet (MATTHEWS 1987). In den Trockensteppen und Wüsten Asiens, Afrikas und Süd-Amerikas ist ihre Artenvielfalt am Größten. Dort kommen vor allem auch metallisch gefärbte Arten vor. Ansonsten sind sie eher bräunlich bis schwarz gefärbt. Die Tenebrionidae sind habituell sehr vielgestaltig und "kopieren" den Habitus von vielen Käfer-Familien, besonders aber den der Carabidae und Chrysomelidae, was eine Bestimmung bzw. Zuordnung von Rezent-Material sehr erschwert und bei Fossilien in den meisten Fällen erst gar nicht möglich macht.

Die meisten Tenebrionidae sind durch die folgenden Eigenschaften gekennzeichnet: 1. Die Basis der Antennen ist von dorsal nicht sichtbar; 2. Tarsal-Formel 5-5-4 (sehr selten 4-4-4); 3. Tarsal-Klauen einfach oder pectinat, nie appendiculat; 4. Sternite 1-3 verschmolzen und die Nähte dazwischen sehr schwach (weitere Details siehe WATT 1974).

Die Biologie der Imagines und Larven ist recht gut bekannt. Der größte Teil der Imagines und Larven ernährt sich von organischen Abfällen, faulenden Pflanzenstoffen, morschem Holz, Baumschwämmen, aber auch Aas und Exkrementen anderer Tiere (CROWSON 1981).

Nach ROSS & JARZEMBOWSKI (1993) sind Angehörige der Tenebrionidae bereits seit der Trias bekannt. Jedoch sind diese Funde mehr als fraglich und bedürfen dringend einer Revision. Sichere Funde liegen erstmals aus dem Paläogen von Europa und der USA vor (HAUPT 1950; HÖRNSCHEMEYER 1994; KASZAB & SCHAWALLER 1984).

Bislang gibt es 91 Funde aus dem Eckfelder Maar, die den Tenebrionidae zugeordnet werden können.

Tenebrionidae gen. et sp. indet.
(Abb. 67, Taf. 12, Fig. a, d)

Maße (in mm): Gesamtlänge 21,6; Kopflänge 2,83; Augendurchmesser 1,21; Pronotumlänge / -breite 4,7 / 6,75; Elytrenlänge 18,22; Sternite 1-5: 1,48, 1,35, 1,08, 1,35, 2,02; Tarsus III (1-4): 1,62, 0,81, 0,67, 1,89.

Beschreibung: Der Kopf ist trapezförmig im Umriss, wobei er cranial breit gerundet ist. Die Augen sind groß, und die Schläfen verbreitern sich hin-

ter den Augen nochmals bis zur Begrenzung durch das Pronotum. Die Antennen reichen bis kurz hinter die Mitte des Pronotums. Sie werden distal allmählich immer dicker. Eine abgesetzte Keule ist nicht entwickelt. Das Pronotum ist doppelt so breit wie lang. Der Vorderrand ist im Bereich des Kopfes konkav eingesenkt. Die Pronotumseiten sind leicht konvex ausgebildet. Die Ecken sind cranial ausgezogen. Die Oberfläche ist grob punktiert und die Abstände der Punkte werden nach vorne größer. Die Elytren sind eng mit dem Halsschild verbunden. Sie sind basal breit gerundet, werden aber zum Apex hin schmaler und enden in einer gerundeten Spitze. Die Anzahl der Punktstreifen ist nicht deutlich zu erkennen. Die Femora sind kräftig und breit entwickelt. Die Tibien hingegen sind schlank (PE_1994/54 a+b, LS). Die Tarsal-Formel ist 5-5-4, wobei das erste und das letzte Tarsomer jeweils deutlich länger ist. Sie sind ventral kräftig behaart. Die Krallen sind einfach entwickelt (PE_2000/1179 a+b, LS).

Auffällig ist vor allem die noch erhaltene Färbung der Fossilien, speziell der Elytren. Der Kopf ist im Bereich zwischen den Augen bläulich gefärbt, ebenso das Pronotum und die Unterseiten der Tibien. Die Elytren sind im Zentralbereich dunkelblau, grünlich bis türkisfarben gefärbt. Apikal zu den Rändern hin ändern sich die Farben dann schließlich zu rot bis orange-rot. Der Flügeldeckenrand ist teilweise auch gelblich-orange gefärbt. Die Abdominalsternite sind im zentralen Bereich einheitlich bläulich gefärbt, was sich zum Rand hin in ein Violett ändert.

Bemerkungen: Die Exemplare zeigen große habituelle Übereinstimmungen mit dem Exemplaren aus der Grube Messel (HÖRNSCHEMEYER 1994). Vor allem die Skulptur der Elytren, die Form des Kopfes, Pronotums und der Tarsalglieder ist bei den Eckfelder Exemplaren ähnlich ausgeprägt. Lediglich in der Farbgebung unterscheiden sie sich geringfügig. Wie schon für andere Käfer-Familien

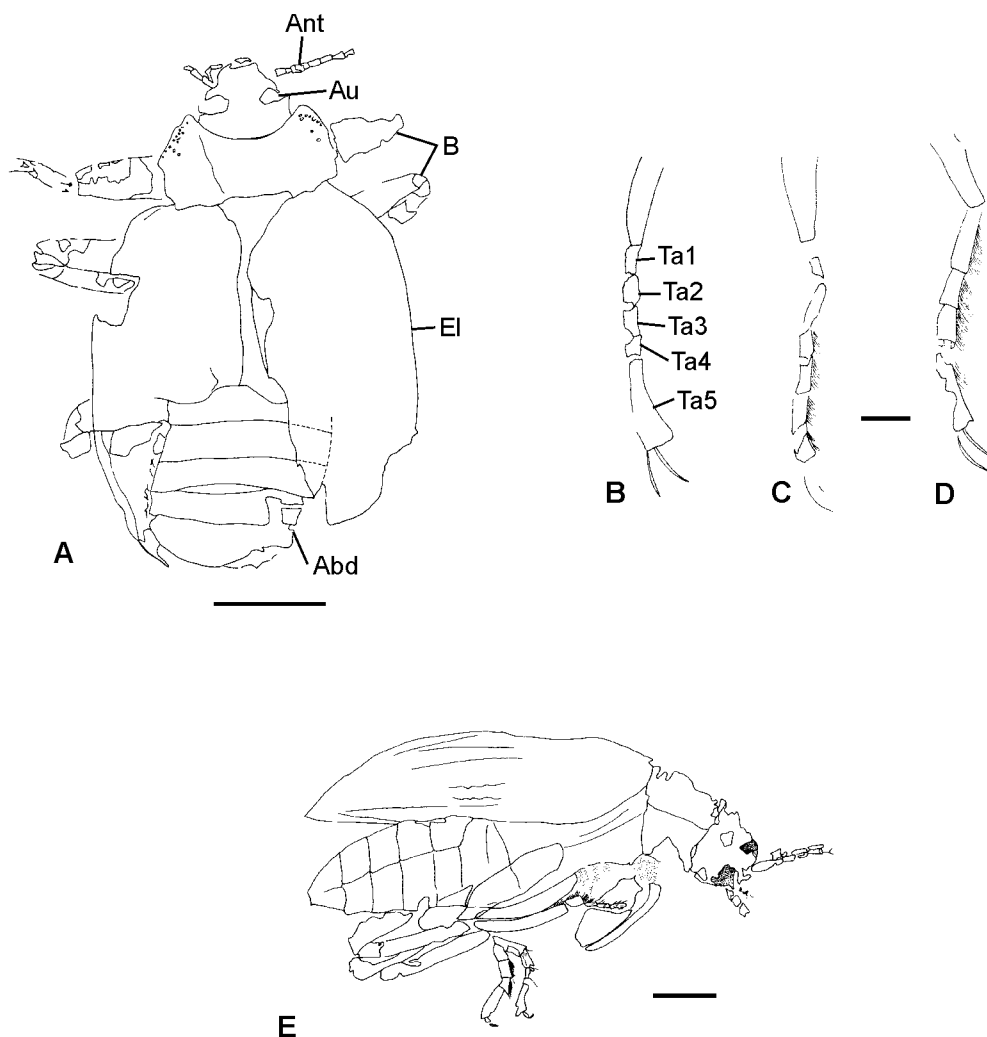


Abb. 67: Tenebrionidae gen. et sp. indet.; A: nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_1992/317, LS); M = 5 mm; B-D: Detail der Tarsalglieder (PE_2000/1179 a+b, LS); M = 1 mm; E: vollständiges Exemplar in Lateral-Ansicht (PE_2000/713 a+b, LS); M = 2 mm.

gezeigt werden konnte (z.B. Elateridae, Buprestidae, Chrysomelidae, Colydiidae), zeigen sich auch bei den Tenebrionidae große Übereinstimmungen auf Gattungs- und Artniveau zwischen den beiden Fundstellen Eckfeld und Messel.

Wie bereits von HÖRNSCHEMEYER (1994) angemerkt wurde, ist die Bestimmung unter Vorbehalt zu betrachten, da nur wenig rezentes Vergleichsmaterial vorlag. Vor allem eine Überprüfung mit tropischen Angehöriger der Tenebrionidae könnte hier sicherlich zur Klärung der systematischen Stellung beitragen. Besonders die auffällig behaarten Tarsalglieder sind ein Merkmal, das auch bei den Tenebrioninae, speziell der Tribus Amarygmini, zu beobachten ist und somit nicht allein auf die Diaperinae beschränkt ist (mündl. Mitt. Dr. W. SCHAWALLER). Solange keine Revision der rezenten Gruppen vorliegt und deren phylogenetische Beziehungen untereinander geklärt sind, werden die Eckfelder Exemplare, wie die Messeler Fossilien, den Diaperinae zugeordnet.

Angehörige der Diaperinae sind heute vornehmlich im asiatisch-orientalischen Raum verbreitet. Speziell die Gattung *Ceropria* LAPORTE & BRULLE ist auf die Äthiopis, Orientalis und Australis beschränkt. Angaben zur Biologie der Gattung finden sich bei HÖRNSCHEMEYER (1994: 81).

Biostratonomie: 20 % der Fossilien sind nahezu komplett erhalten. Bei ihnen konnte das Längen-/Breiten-Verhältnis des Pronotum bestimmt werden, das bei Angehörigen der Diaperinae zur Unterscheidung von männlichen und weiblichen Tieren genutzt werden kann (mündl. Mitt. Dr. Th. HÖRNSCHEMEYER). Bei 86 % der Funde aus dem Eckfelder Maar, die dorsoventral eingebettet worden sind, beträgt das Längen/Breiten-Verhältnis des Pronotums 2,2. Die restlichen 14 % sind lateral eingebettet, wovon aber einige cranial so verdreht liegen, dass Messwerte des Pronotums genommen werden konnten. Das Längen-/Breiten-Verhältnis ist hier deutlich geringer und liegt bei 1,5. Womöglich handelt es sich hier um einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus, was aber nur durch weitere Funde und den Vergleich mit rezentem Material bestätigt werden kann. Es ist genauso gut möglich, dass es sich hier um zwei verschiedene Arten handelt. 26 % der Funde sind so stark disartikuliert, dass nur noch isolierte Flügeldecken vorliegen.

13.3.15 Cerambycidae (Bockkäfer)

Cerambyciden sind durch ihren charakteristischen länglichen Habitus und die stark verlängerten Antennen leicht zu identifizieren. Jedoch ist aufgrund

der mäßigen Erhaltung der vorliegenden Exemplare eine genauere systematische Zuordnung nicht möglich. Es kann auch nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei einigen Fossilien um Angehörige der Donaciinae (Chrysomelidae) oder der Oedemeridae (Scheinbockkäfer) handelt, da sie den Cerambycidae morphologisch z.T. sehr ähnlich sind (ARNETT 1961). Weltweit sind bislang über 30000 Arten bekannt (MCGAVIN 2000). Ihre größte Artenvielfalt erreichen sie in tropischen und subtropischen Gebieten. Nur ca. 10 % aller Bockkäferarten kommt heute in der Paläarktis vor (KLAUSNITZER & SANDER 1981). Das Größenspektrum reicht von wenigen Millimetern bis über 150 mm (*Titanus giganteus* LINNEAUS). Die Mehrheit aller Bockkäfer jedoch erreicht Größen von 15-50 mm.

In den ehemaligen Seesedimenten des Eckfelder Maars sind sie bislang mit 21 Exemplaren vertreten. Insgesamt umfasst die Gruppe der Cerambycidae 9 Unterfamilien (CROWSON 1967). Die Biologie der meisten Gruppen ist recht gut untersucht. Larven und Imagines ernähren sich phytophag. Wobei die Larven sich vornehmlich von gesundem oder absterbendem Holz ernähren. Die Imagines ziehen eher Pollen oder ausfließende Baumsäfte vor (DUFFY 1953).

Fossil sind die Cerambycidae seit der unteren Kreide bekannt (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Deutlich zahlreicher sind sie dann mit ca. 100 bekannten Arten in tertiärzeitlichen Ablagerungen (CARPENTER 1992).

Cerambycidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 68, Taf. 12, Fig. e)

Untersuchtes Material: PE_2000/1186 a+b, LS; PE_1994/71 a+b, LS; PE_1992/189, LS; PE_1990/619, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,15; Antennenlänge 7,56; Augendurchmesser 0,67; Kopflänge/-breite 1,48 / 1,89; Mandibellänge 0,60; Pronotumlänge/-breite 2,02 / 2,43; Elytrenlänge/-breite 6,48 / 1,75.

Beschreibung: Bei den vorliegenden Exemplaren handelt es sich um mittelgroße Angehörige der Cerambycidae. Der Kopf ist prognath und die Mundwerkzeuge, speziell die Mandibeln sind recht kurz aber kräftig entwickelt. Die Schneidekanten sind glatt. Die Komplexaugen sind verhältnismäßig groß, und umgreifen die elfgliedrige Antennen an deren Basis, wo sie leicht nierenförmig eingeschnürt sind. Das erste Antennenglied (Scapus) ist

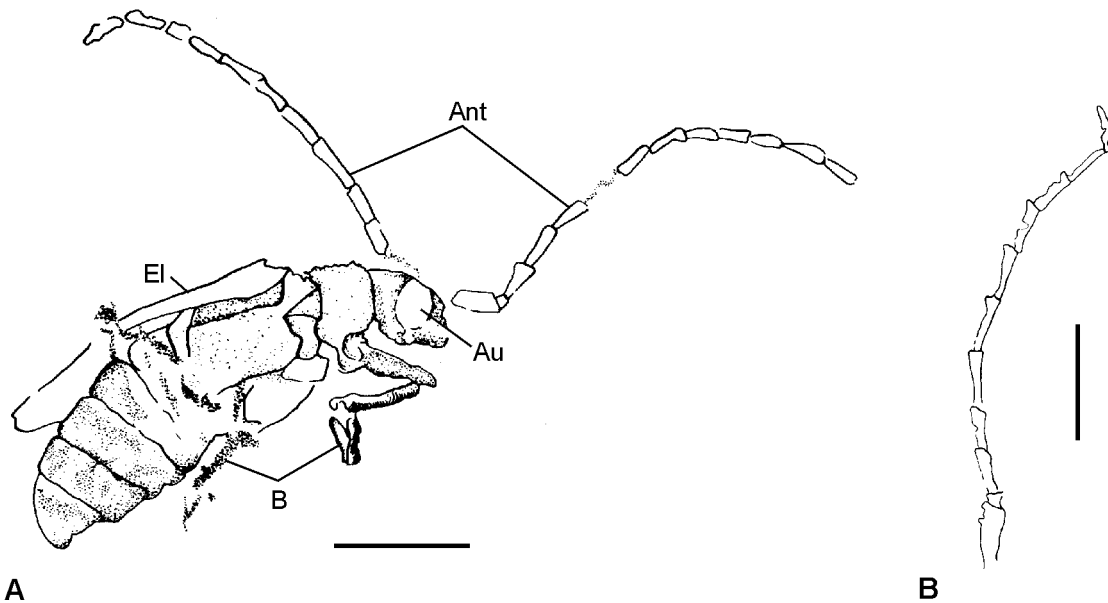


Abb. 68: Cerambycidae gen. et sp. indet. 1.; A: nahezu vollständiges Exemplar in Lateral-Ansicht (PE_2000/1186, LS); B: Detail-Ansicht der Antennen (PE_1994/71 a+b, LS) ;M = 2 mm.

verdickt und besonders kräftig. Der Pedicellus ist wesentlich kürzer als die anderen Glieder. Die nachfolgenden Antennensegmente sind alle gleichgebaut und die Spitze der einzelnen Glieder ist eckig erweitert. Die Antennen überragen die Fühlerdeckenspitze geringfügig. Das Pronotum ist cranial ungefähr so breit wie die Elytren und verschmälert sich distal auf 2/3 der Breite. Der Außenrand ist glatt. Die Punktzwischenräume auf der Oberseite des Pronotums sind größer als die Punkte. Das Scutellum ist dreieckig im Umriss. Die Elytren sind rechteckig im Umriss und bedecken das ganze Abdomen. Die Vorder- und Hinterkanten sind abgerundet. Die Seiten verlaufen parallel und verengen sich nach hinten ein wenig. Die Femora sind keulig verdickt. Die Tibien sind schlank.

Bemerkungen: Der Vergleich mit dem Bestimmungsschlüssel zu den Unter-Familien der Cerambycidae von KLAUSNITZER & SANDER (1981) ergibt bei der Ausbildung des Kopfes, der Form, Anordnung und Ausbildung der Augen und Antennen, der Ausbildung des Pronotums und der Elytren sowie beim Gesamthabitus die größten Übereinstimmungen mit Angehörigen der **Cerambycinae**.

Cerambycidae gen. et sp. indet. 2

Untersuchtes Material: PE_1993/279 a, LS; PE_1997/45 b, LS; PE_1993/280 a+b, LS; PE_1992/314 a+b, LS; PE_1992/512 a+b, LS.

Beschreibung: Die Erhaltung der vorliegende Exemplare ist nicht besonders gut. Es handelt sich um ca. 20 mm lange Angehörige der Cerambycidae. Der Gesamthabitus ist eher schlank. Die Antennen erreichen nicht ganz die Flügeldeckenspitze. Der Kopf ist orthognath. Die Komplexaugen sind schlank und liegen sehr weit hinten am Kopf. Der Scapus ist verdickt und besonders kräftig. Der Pedicellus ist wesentlich kürzer als die anderen Glieder. Die nachfolgenden Antennensegmente sind alle gleichgebaut. Die Antenneninnenseite ist mit langen, abstehenden Haaren besetzt. Die Elytren sind schlank, und bedecken das ganze Abdomen und sind am Apex sich erweitert. Die Femora sind deutlich verdickt. Die Tibien sind schlank und besitzen Endsporne. Bei PE_1997/45 b, LS sind die Tarsalglieder relikitär erhalten. Das Klauenglied (= 5. Tarsal-Glied) ist verlängert und trägt distal eine einfache Klaue ohne weitere Zähne.

Bemerkungen: Auffälligste Merkmale sind neben der Größe die mit langen, abstehenden Haare besetzten Innenseiten der Fühlerglieder und die schlanken, querliegenden Komplexaugen. In ähnlicher Ausbildung ist dies bislang nur bei Angehörigen der **Lamiinae** zu finden. Jedoch wären hier für eine genauere systematische Bestimmung die Längenverhältnisse der einzelnen Tarsalglieder sehr wichtig.

Cerambycidae gen. et sp. indet. 3

Untersuchtes Material: PE_1992/292, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 5,94; Pronotumlänge 1,08; Elytrenlänge 3,51.

Beschreibung: Die Antennen reichen bis nahe an den Elytrenapex. Der Scapus ist verdickt und besonders kräftig. Der Pedicellus ist wesentlich kürzer als die anderen Glieder. Die nachfolgenden Antennensegmente sind alle gleichgebaut. Das Pronotum ist so breit wie die Elytren. Die Außenränder sind glatt und leicht ausgebuchtet. Die Elytren sind länglich oval und hinten abgerundet und bedecken nicht das ganze Abdomen.

Bemerkungen: Eine exakte systematische Zuordnung kann hier nicht erfolgen. Der Gesamthabitus ähnelt dem verschiedener Angehöriger der Cerambycidae, aber nur wenige sind kleiner als 6 mm. Hier sind bei den Angehörigen der Cerambycinae vor allem die Gattungen *Phymatodes* MULSANT und *Chlorophorus* CHEVROLAT zu nennen, die gewisse habituelle Übereinstimmungen mit dem Eckfelder Exemplar zeigen.

Cerambycidae incertae sedis

Die systematische Zuordnung der folgenden elf Exemplare zu den Cerambycidae ist nicht gut gesichert, da wichtige morphologische Details der Ventral-Seite und die Ausbildung der Tarsen nicht überliefert sind. Die allgemein langgestreckte Form der meisten Fossilien mit den auffällig verlängerten Antennen entspricht dem Habitus der Cerambycidae. Wie bereits oben erwähnt, kann auch nicht ausgeschlossen werden, dass es sich bei einigen

Fossilien um Angehörige der Chrysomelidae oder der Oedemeridae handelt, da diese den Cerambycidae morphologisch z.T. sehr ähnlich sind.

Bei zwei Exemplaren (PE_1994/34, LS; PE_1990/7, LS) (Abb. 69) ist die Kopfregion mit den beiden Komplexaugen sehr gut erhalten. Die Augen sind verhältnismäßig groß und umgreifen die Antennen an deren Basis nur geringfügig. Die Ränder des Pronotums sind cranial leicht gezähnt. Der Übergang vom Kopf zum Pronotum ist durch einen kurzen angesetzten "Hals" angedeutet. In ähnlicher Ausprägung finden sich diese Merkmale bei Angehörigen der Prioninae und Spondylidinae. Eine gesicherte systematische Zuordnung kann aber erst erfolgen, wenn vollständigere Funde vorliegen.

13.3.16 Chrysomelidae (Blattkäfer)

Die Chrysomelidae sind nach den Curculionidae die zweitgrößte Käfer-Familie innerhalb der Ordnung Coleoptera. Rezent sind bislang 37000 Arten beschrieben worden. Die tatsächliche Anzahl dürfte aber deutlich über 40000 Arten liegen (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Ihre Angehörigen sind weltweit verbreitet und entfalten besonders in den Tropen eine enorme Artenfülle, die in Form und Farbe nur von wenigen Käfer-Familien erreicht wird.

Die Biologie ist für manche Teilgruppen der Chrysomelidae recht gut untersucht. Lediglich für Angehörige der Aulacoscelinae, Megascelinae und Orsodacninae ist die Lebensweise der Larven bislang noch völlig unbekannt (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Ansonsten sind die Chrysomelidae, abgesehen von nur wenigen Ausnahmen, phytophag. Dabei ist für die meisten Arten eine enge Bindung an ihre Wirtspflanzen zu beobachten. Für 30 % aller bislang beschriebenen Arten ist derzeit das Wirtspflanzenspektrum bzw. die Wirtspflanze bekannt. Es hat sich gezeigt, dass ca. 80 % aller bekannten Wirtspflanzen den Dikotyledonae zugeordnet werden können. Die restlichen 20 % fallen den Monokotyledonae zu (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995).

Betrachtet man die Gruppe von Wirtspflanzen, so ist auffallend, dass es sich ausschließlich um höhere Pflanzen (Angiospermen) handelt. Ähnlich wie bei vielen anderen Insektentaxa, so ist auch die Entwicklung der Chrysomelidae eng an die Evolution der Angiospermen gebunden. Dies deckt sich gut mit den Angaben von ROSS & JARZEMBOWSKI (1993), die die ältesten Angehörigen der Blattkäfer aus dem untersten Jura melden. Verstärkt treten sie dann aber in tertiärzeitlichen Ablagerungen auf (POINAR 1992). Hier sind besonders der Baltische Bernstein (SPAHR 1981), der Dominikanische Bernstein (POINAR 1992) und der Mexikanische Bern-

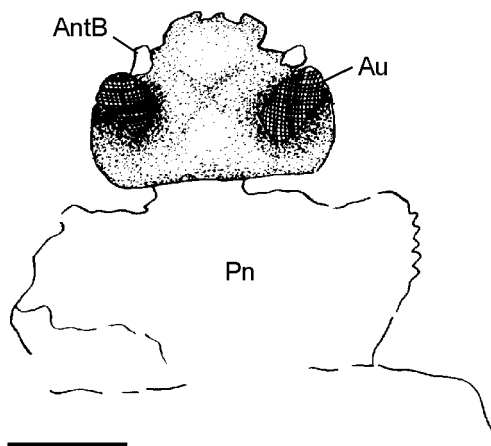


Abb. 69: Cerambycidae indet.; Detail des Kopf- und Pronotum-Bereiches (PE_1994/39, LS); M = 1 mm.

stein (GRESSET 1963) zu nennen. Auch in marinen Ablagerungen können sie durchaus zahlreich vertreten sein, wie es sich in der Fur-Formation von Dänemark gezeigt hat (RUST 1999). Von der Anzahl der gefundenen Exemplare stehen aber limnische und fluviatile Lagerstätten weit vor den fossilen Baumharzen (u.a. HAUPT 1950; LUTZ 1990; SCUDDER 1890; WEDMANN 2000; WICKHAM 1912), doch ist die exakte Bestimmung dieser Taxa meist sehr schwierig, da wichtige Details wie die Flügel oder die Genitalien nicht erhalten sind. Eine detaillierte Auflistung aller bis 1994 fossil nachgewiesenen Angehörigen der Chrysomelidae findet sich bei SANTIAGO-BLAY (1994: 7-30, Tab. 2).

In Eckfeld sind bislang 465 Fossilien gefunden worden, die mit einiger Sicherheit den Chrysomelidae zugeordnet werden können. Damit ist es die zweithäufigste Käfer-Familie aus dem Eckfelder Maar.

Neben der meist schlechten Erhaltung der Fossilien, ist auch der mäßige Bearbeitungszustand der rezenten Blattkäfersystematik mit ein Grund für die mangelnde Bestimmbarkeit der Fossilien. Im folgenden wird der Systematik von JOLIVET (1959) gefolgt, die insgesamt 20 Unter-Familien umfasst, die im wesentlichen auf der Analyse der Hinterflügel und der Genitalien beruht.

13.3.16.1 Sagrinae

Die Sagrinae zählen zu den ursprünglichsten Angehörigen der Chrysomelidae. Die Unter-Familie zeigt viele Merkmale, die man auch bei den Cerambycidae und Bruchidae finden kann (JOLIVET 1959). Die Hauptverbreitung haben sie in der Orientalis, kommen aber auch auf den anderen ehemaligen Gondwana-Kontinenten vor. Aus Australien sind die bislang ursprünglichsten Sagrinae bekannt (LAWRENCE & BRITTON 1991).

Die Biologie, speziell der Gattung *Sagra* FABRICIUS, die die meisten Arten umfasst, ist recht gut bekannt. Die Larven wie auch die Imagines sind phytophag. Als Wirtspflanzen werden in den meisten Fällen Leguminosen bevorzugt aufgesucht (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Auffälligstes Merkmal der Imagines sind die stark verdickten hinteren Femora, die aber nicht zum Springen genutzt werden.

Fossil sind Angehörige der Sagrinae bislang nur mit einer Gattung aus den eozänen Braunkohleablagerungen des Geiseltales bekannt (HAUPT 1950). Aus Eckfeld liegen derzeit 28 Exemplare vor.

Sagrinae gen. et sp. indet.
(Abb. 70, Taf. 12, Fig. b, c)

Maße (in mm): Gesamtlänge 3,64; Pronotum-

länge/-breite 0,67 / 1,08; Elytrenlänge/-breite 3,78 / 0,81; Antennenlänge 1,62.

Beschreibung: Der Gesamthabitus ist länglich-oval. Der Kopf ragt nach vorne über das Pronotum hinaus und ist lateral leicht eingebuchtet. An dieser Stelle lagen vermutlich die verhältnismäßig kleinen Augen. Die Antennen setzen direkt über den Augen an und haben elf Glieder. Auf ein verdicktes Grundglied folgen sieben mehr oder minder gleichgeformte Glieder, die distal etwas verbreitert sind. Das Pronotum ist breiter als lang. Die Seiten sind fast parallel, und der Vorderrand ist im Kopfbereich eingebuchtet. Die Vorderecken sind deutlich vorgezogen. Der Hinterrand verläuft gerade. Das Scutellum ist mit feinen Grübchen versehen und dreieckig im Umriss. Die Elytren sind schlank. Die Spitzen sind gerundet. Sieben(?) Furchen durchziehen die Flügeldecken in Längsrichtung. Das Prosternum ist nach vorne bogenförmig erweitert und reicht deutlich zwischen die Procoxae. Das Hypomeron ist cranial schmal, verbreitert sich aber distad. Das Mesosternum ist recht klein, und durch eine Pleuralnaht werden lateral das Mesepisternum und das Mesepimeron abgetrennt. Das Metasternum grenzt zwischen den Mesocoxalhöhlen, die dicht zusammen liegen, mit einer deutlichen Quernaht an das Mesosternum. Die Meso- und Metacoxae sind deutlich getrennt, liegen quer und sind oval im Umriss. Lateral des Metasternum gliedern sich das Metepisternum und die Epipleure der Elytre ab. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen, von denen die Sternite 2-4 deutlich kürzer als die Sternite 1 und 5 sind. Das erste Abdominalsternit ist ungefähr so lang wie das Metasternum. Die Femora sind insgesamt stark verdickt. Die Tibien sind schlank und zeigen keine Auffälligkeiten.

Bemerkungen: Insgesamt liegen derzeit 26 Exemplare aus dem Eckfelder Maar vor, die aufgrund von großen habituellen Ähnlichkeiten vermutlich nur eine einzige Art repräsentieren. Eine eindeutige Bestimmung ist in diesem Fall nicht möglich, da eine Vielzahl von verschiedensten Chrysomeliden-Taxa habituell ähnlich gebaut sind. Die vorliegenden Exemplare zeigen große habituelle Übereinstimmungen mit den hier unter Chrysomelinae gen. et sp. indet. 2 beschriebenen Funden. Sie unterscheiden sich von diesen aber vor allem durch ihre geringere Größe, die nicht gekeulten Antennen und die Oberflächenskulptur der Elytren. Ferner sind die Femora deutlich stärker verdickt, was eher an Angehörige der Sagrinae erinnert, weshalb die hier be-

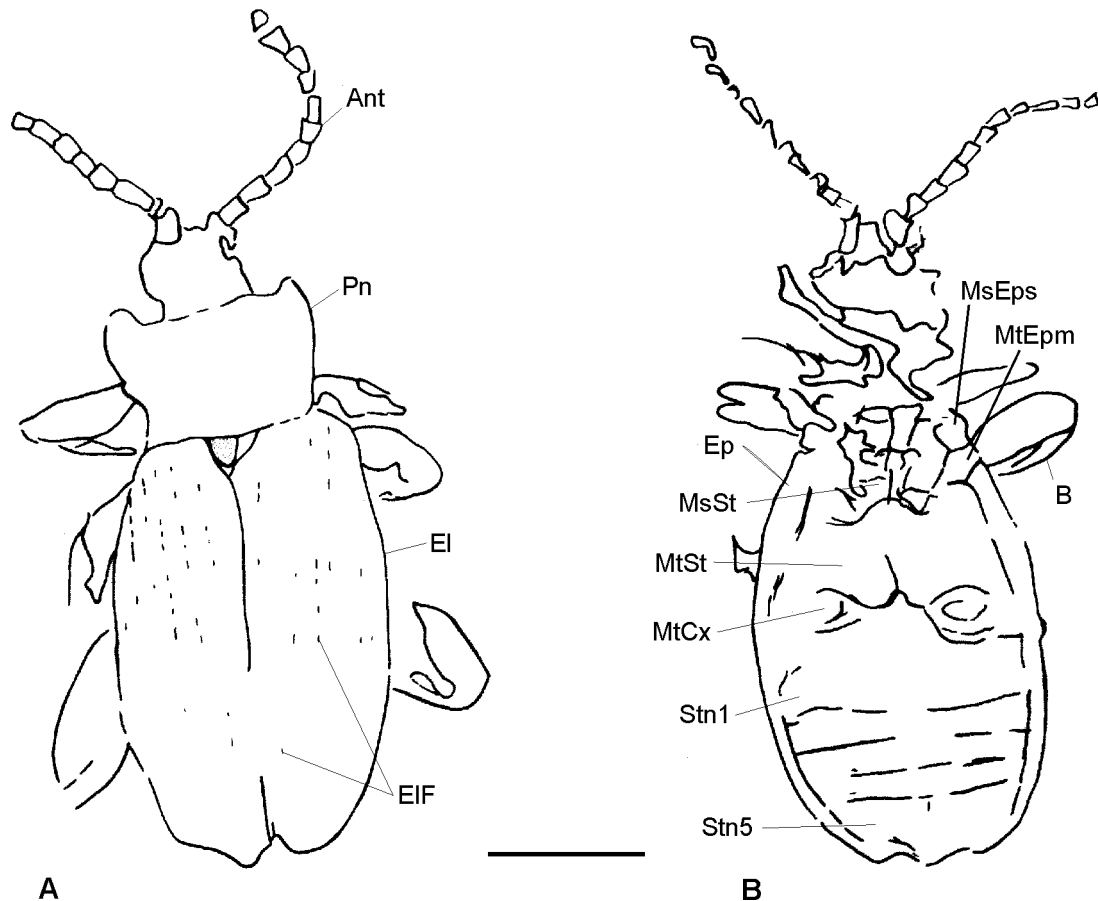


Abb. 70: *Sagrinae* gen. et sp. indet.; A vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_2000/478 a+b, LS); B: vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_1992/412, LS); M = 1 mm.

schriebenen Stücke nur unter Vorbehalt zu dieser Unter-Familie gestellt werden. Vom Gesamthabitus sind besonders Angehörige der Gattung *Ametalla* HOPE ähnlich, die heute auf Australien beschränkt sind und über deren Biologie recht wenig bekannt ist (LAWRENCE et al. 1999).

Eosagra sp. indet.
(Abb. 71)

Untersuchtes Material: PE_1994/127 a+b, LS; PE_1990/884 a+b, LS.

Beschreibung: Die beiden vorliegenden Exemplare sind beide stellenweise mit Pyrit überzogen, so dass nur wenig Details erkennbar sind. Der Gesamthabitus ist eher länglich bis oval. Der Kopf ist leicht vorgestreckt. Vorder- und Hinterrand des Pronotums sind gerade, und die Seitenkanten verlaufen mehr oder minder parallel. Die Elytren sind seitlich vom Körper abgestreckt. Sie sind schmal und zeigen keinerlei Struktur. Der Apex der Flügeldecken ist nur leicht gerundet. Auffälligstes Merkmal sind bei

beiden Exemplaren die extrem vergrößerten Femora und die schlanken Tibien. Bei PE_1994/127 a+b, LS sind zwei kleine Einschränkungen an der Femurbasis zu erkennen. An den Stellen, wo die Oberfläche der Fossilien zu erkennen ist, ist die Allgäufärbung durch Blau- bis Schwarztöne gekennzeichnet. Bei PE_1990/884 a+b, LS sind die Femora und Tibien an den Außenkanten auffallend blaumetallic gefärbt.

Bemerkungen: Mit einer Gesamtlänge von 12-14 mm entsprechen sie ungefähr der Größe der beiden Arten aus dem Geiseltal. Auffällig sind vor allem die extrem vergrößerten Femora, die bislang nur von der ausgestorbenen Gattung *Eosagra* HAUPT bekannt sind. Auch in der Färbung bzw. Strukturfarbe stimmen die Exemplare aus den beiden Fundstellen überein, so dass hier von einer Konspezifität ausgegangen werden kann. Größte Übereinstimmungen zeigen sich hier besonders mit *Eosagra subparallela*, die im Gegensatz zu *E. obliquata* nicht so spitz zulaufende Elytrenspitzen hat und insgesamt etwas kleiner ist.

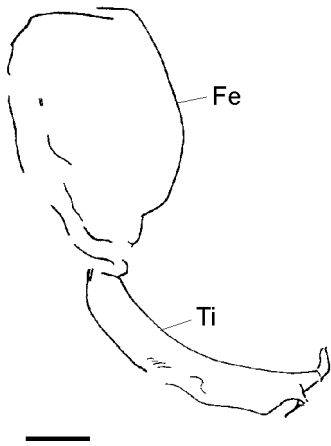


Abb. 71: *Eosagra* sp. indet.; Detail der stark modifizierten Hinter-Extremität (PE_1990/884, LS); M = 1 mm.

Obwohl es sich bei beiden Fundstellen um stark unterschiedliche Habitate gehandelt hat, ist eine Kon-spezifität der Fossilien nicht auszuschließen. Dies hat sich auch schon bei Angehörigen der Buprestidae gezeigt, die mit mehreren gleichen Arten in beiden Lokalitäten verbreitet gewesen sind (HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN 1994; WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994).

13.3.16.2 Donaciinae (Schilf-, Rohrkäfer)

Diese Gruppe ist wegen ihre aquatischen Lebensweise sehr interessant, wodurch sie sich auch von allen anderen Unter-Familien der Chrysomelidae unterscheidet. Sowohl die Larven als auch die Imagines ernähren sich von aquatischen bis semiaquatischen Pflanzen. Speziell die Larven fressen an den Wurzeln und Stämmen der Wasserpflanzen. Hierüber beziehen sie auch ihren Sauerstoff (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995).

Die Angehörigen der Donaciinae haben ihre größte Verbreitung in den gemäßigten Bereichen der Holarktis. Sie sind aber auch vereinzelt in Zentral-Amerika, den Westindischen Inseln, Nord-Australien und im tropischen Afrika verbreitet. In der Neotropis fehlen sie bislang völlig (LAWRENCE et al. 1999).

Nach SPAHR (1981) ist die Gattung *Donacia* FABRICIUS bereits aus dem Baltischen Bernstein bekannt und auch zahlreich in den Braunkohle-Ablagerungen des Geiseltales (HAUPT 1950).

Donaciinae gen. et sp. indet.
(Taf. 13, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_2000/477, LS.

Beschreibung: Das Fossil ist nicht komplett erhalten. Es zeigt die Ventralseite. Strukturen des Mes- und Metasternums sind nur undeutlich erhalten. Lateral am Metasternum sind längliche Strukturen zu erkennen, die man als Metepisternum deuten kann. Die Metacoxae liegen quer und sind oval im Umriss. Die Femora sind distal etwas verdickt. Die Tibien sind lang und schmal. Es sind fünf Abdominalsternite erkennbar, die alle nahezu die gleiche Länge haben. Auffallendes Merkmal sind aber die apikal abgestutzten und an den Außenkanten dornartig ausgezogenen Elytren. Ihre Oberflächenskulptur besteht aus sechs(?) Reihen feinsten Punkte, die voneinander getrennt und parallel zur Flügeldekennaht verlaufen.

Bemerkungen: Da es sich bei dem vorliegenden Exemplar um einen Einzelfund handelt, erfolgt die systematische Zuordnung nur unter Vorbehalt. Entscheidendes Kriterium für die Zuordnung zu den Donaciinae sind die apikal abgestutzten Flügeldecken, die an den Außenkanten dornartig ausgezogen sind.

13.3.16.3 Lamprosomatinae

Die Lamprosomatinae sind eine kleine Teilgruppe der Chrysomelidae. Sie umfassen lediglich zwei Tribus mit nur sehr wenigen Arten (KASAP & CROWSON 1976).

Aufgrund der Nachtaktivität der Larven und der auch sonst eher kryptischen Lebensweise der Imagines ist über die Biologie der Lamprosomatinae recht wenig bekannt. Speziell über die Larven der Angehörigen der Tribus Shaerocharini gibt es bisher keine Informationen (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Fossil sind die Lamprosomatinae mit der Gattung *Lamprosoma* KIRBY aus dem Baltischen Bernstein nachgewiesen (SPAHR 1981). Die Gattung ist heute auf die Neotropis beschränkt (LAWRENCE et al. 1999).

Lamprosomatinae gen. et sp. indet.
(Abb. 72, Taf. 12, Fig. f)

Untersuchtes Material: PE_2000/474, LS; PE_1994/142 a+b, LS; PE_1992/194, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 5,26; Pronotumlänge/-breite 1,35 / 2,29; Elytrenlänge/-breite 4,18 / 1,62.

Beschreibung: Der Habitus ist länglich-oval. Der Kopf ist kegel- bis trapezförmig und frontal breit gerundet. Die Hinterecken sind lateral spitz

ausgezogen, und der Hinterrand ist stark doppelbögig geschwungen. Die Elytren sind an der Basis etwas breiter als das Pronotum. Die Schultern sind leicht gerundet. Die Seitenkanten verlaufen über zwei Drittel der Elytrenlänge parallel. Erst dann verschmälern sie sich leicht und enden in einer gerundeten Spitze. Apikal klaffen die Flügeldecken etwas auseinander und geben den Blick auf die letzten drei Abdominal-Sternite frei. Das letzte Sternit ist ungefähr so lang wie die beiden anderen zusammen.

Bemerkungen: Die vorliegenden Exemplare haben große Ähnlichkeiten, so dass davon ausgegangen werden kann, dass es sich um eine Art handelt. Der Habitus spricht dafür, dass die Art zu den Lamprosomatinae gestellt werden kann. Die auffällige Form des Pronotums erinnert an Angehörige der Tribus Lamprosomini. Hier kommen vor allem die Gattungen *Oomorphus* CURTIS und *Oomorphoides* MONRÓS in Frage. *Oomorphus* ist heute in der Holarktis und Neotropis verbreitet. *Oomorphoides* hingegen ist bislang nur aus SE-Asien (Japan, Taiwan, Korea, Vietnam) bekannt. Gemeinsam ist beiden, dass sich sowohl die Imagines als auch die

Larven ausschließlich von Pflanzen der Familie Araliaceae ernähren (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995).

13.3.16.4 Chrysomelinae

Die Chrysomelinae sind mit bislang 179 beschriebenen Gattungen die größte Teilgruppe innerhalb der Blattkäfer. In Eckfeld stellen sie hingegen mit 6 % nur relativ wenige Funde. Alle Angehörigen der Chrysomelinae ernähren sich ausschließlich von dikotyledonen Pflanzen (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Derzeit liegt keine systematische Bearbeitung der einzelnen Teilgruppen der Chrysomelinae vor. Die letzte Bearbeitung erfolgte durch WEISE (1916).

Fossil sind Angehörige der Chrysomelinae bereits aus dem Jura Europas und zahlreichen tertiärzeitlichen Fossillagerstätten bekannt (CARPENTER 1992).

Chrysomelinae gen. et sp. indet.

(Abb. 73, Taf. 12, Fig. g, h; Taf. 13, Fig. b)

Maße (in mm): Gesamtlänge 4,99; Pronotumlänge/-breite 1,08 / 1,68; Elytrenlänge/-breite 3,17 / 1,35; Antennenlänge 1,75.

Beschreibung: Der Gesamthabitus ist länglich-oval. Der Kopf ragt nach vorne über das Pronotum hinaus und ist lateral leicht eingebuchtet. An dieser Stelle lagen vermutlich die verhältnismäßig kleinen Augen. Die Antennen setzen direkt über den Augen an und haben elf Glieder. Auf ein verdicktes Grundglied folgen sieben mehr oder minder gleichgeformte Glieder, die distal etwas verbreitert sind. Die letzten drei Endglieder sind zu einer Keule umgebildet, wobei das erste Keulen-Glied ungefähr so lang wie die beiden nachfolgenden ist. Die Vorderwinkel sind spitzwinkelig ausgezogen. Die gesamte Antenne ist mit feinen Härchen besetzt. Das Pronotum ist breiter als lang. Die Seiten sind fast parallel, und der Vorderrand ist im Kopfbereich eingebuchtet. Der Hinterrand ist doppelbögig geschwungen. Insgesamt ist das Pronotum nicht so breit wie die Elytren. Das Scutellum ist mit feinen Grübchen versehen und oval im Umriss. Die Elytren sind schlank, mit parallelen Seitenrändern. Der Apex ist abgestumpft bis leicht gerundet. Die Elytrenschultern sind deutlich entwickelt und zu sogenannten "Schulterbeulen" ausgezogen. Das Prosternum ist nach vorne bogenförmig erweitert und reicht deutlich zwischen die Procoxae. Das Hypomeron ist craniad schmal, verbreitert sich aber distad. Das Mesosternum ist recht klein, und durch eine Pleuralnaht wird lateral

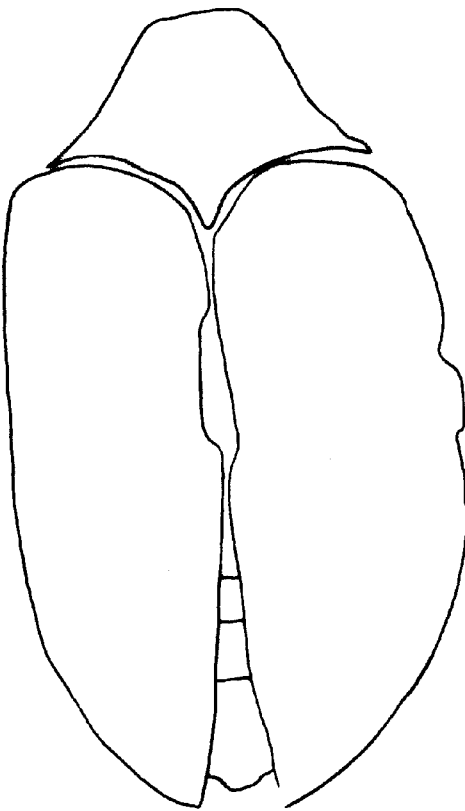


Abb. 72: Lamprosomatinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_1992/144, LS); M = 1 mm.

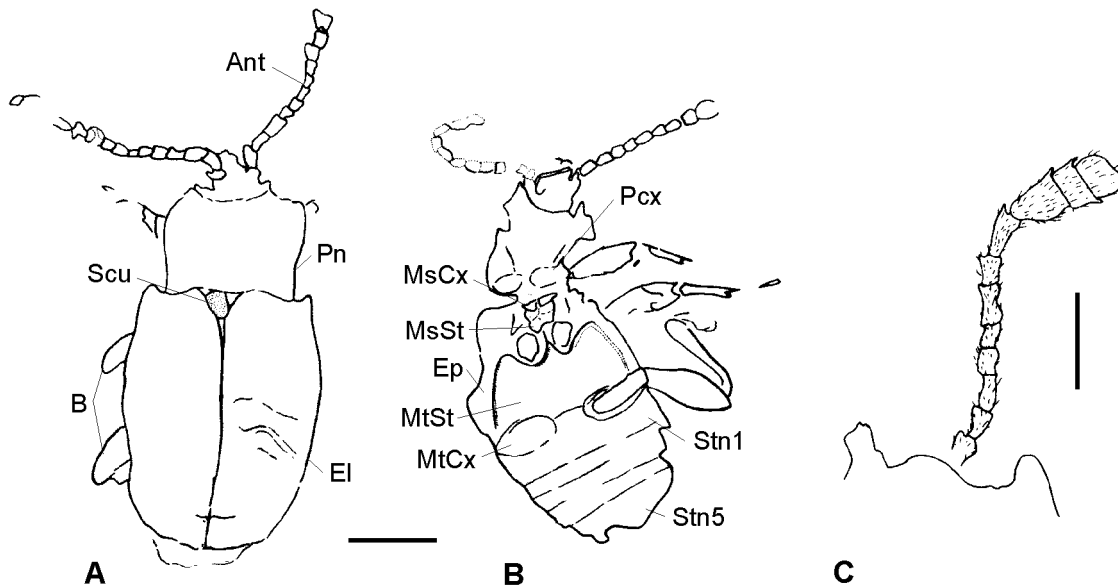


Abb. 73: Chrysomelinae gen. et sp. indet.; A: nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_2000/488 a+b, LS); B: nahezu vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_1994/5, LS); M = 1 mm; C: Detail-Ansicht der Antenne (PE_2000/489 a+b, LS); M = 0,5 mm.

eine Struktur abgegrenzt, die als Mesepisternum oder Mesepimeron gedeutet werden kann. Das Metasternit grenzt zwischen den Mesocoxalhöhlen, die dicht zusammen liegen, mit einer deutlichen Quernaht an das Mesosternit. Die Meso- und Metacoxae sind deutlich getrennt, liegen quer und sind oval im Umriss. Lateral des Metasternum gliedern sich das Metepisternum und die Epipleure der Elytre ab. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen, von denen die Sternite 2-4 deutlich kürzer als die Sternite 1 und 5 sind. Die Femora sind kräftig ausgebildet und distal verdickt. Die Tibien sind schlank und zeigen keine Auffälligkeiten.

Bemerkungen: Insgesamt liegen derzeit 28 Exemplare aus dem Eckfelder Maar vor, die aufgrund von großen habituellen Ähnlichkeiten vermutlich nur eine einzige Art repräsentieren. Eine eindeutige Bestimmung kann in diesem Fall nicht erfolgen, da habituell eine Vielzahl von verschiedensten Chrysomeliden-Taxa ähnlich gebaut ist. Zieht man die deutlich entwickelten Schulterbeulen und die charakteristische Antennenform in Betracht, so zeigen hier Angehörige der Chrysomelinae, speziell der Gattung *Johannica* BLACKBURN, gewisse Übereinstimmungen. Jedoch wäre hier für eine nähere Bestimmung die Ausbildung der Tarsalglieder sehr wichtig.

Johannica ist heute auf Australien beschränkt und häufig auf Angehörigen der Vitaceae zu finden (JO-

LIVET & HAWKESWOOD 1995).

13.3.16.5 Alticinae

Die Alticinae sind mit bis zu 7000 beschriebenen Arten eine der größten Teilgruppen innerhalb der Blattkäfer. Auch in Eckfeld stellen sie mit nahezu 77 % die meisten Taxa. Alle Angehörigen der Alticinae leben eher bodenbezogen und haben ein breites Wirtspflanzenspektrum (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995).

Fossil sind Angehörige der Alticinae nur mit wenigen Gattungen nachgewiesen. Der älteste Nachweis stammt aus dem unteren Jura von England (WESTWOOD 1854). Wesentlich zahlreicher sind sie dann in den tertiärzeitlichen Ablagerungen Europas und der USA nachgewiesen (siehe Übersicht bei SANTIAGO-BLAY 1994: Tab. 2).

Alticinae gen. et sp. indet.

(Abb. 74, Taf. 13, Fig. c-g)

Maße (in mm): Gesamtlänge/-breite 4,93 / 3,48; Pronotumlänge/-breite 1,11 / 2,09; Elytrenlänge/-breite 3,64 / 1,84.

Beschreibung: Der Gesamthabitus ist breit oval. Das Pronotum und die Flügeldecken sind stark gewölbt und auffallend bunt-metallisch gefärbt. Der Kopf sowie die Extremitäten sind bei den meisten Tieren nicht mehr vorhanden. In den Fällen, wo der

Kopf noch vorhanden ist, wird er zu 90 % vom Pronotum verdeckt, so dass Einzelheiten der Mundwerkzeuge oder der Antennen nicht sichtbar sind. Das Pronotum ist hell bis dunkelblau gefärbt. Die Oberfläche ist mit kleinen unregelmäßig verteilten Tuberkeln (Erhebungen) versehen. Das Pronotum ist ungefähr doppelt so breit wie lang und mehr oder minder trapezförmig im Umriss. Der Vorderrand ist leicht konvex vorgezogen. Der Hinterrand ist sehr schwach doppelbögig geschwungen. Das Scutellum ist sehr klein und wie die Elytren auch grün-metallisch gefärbt. Zum Innenrand geht dann die Farbe in einen blau-metallischen Farbton über, der sich bei manchen Exemplaren auch in ein rot bis gelb wandeln kann. Sie sind breit gerundet, werden zum Apex hin unmerklich schmaler und enden in einer stumpf gerundeten Spitze. Aufgrund der schwachen Kompaktion des Sedimentes ist noch die starke Wölbung der Elytren bei einigen Exemplaren erhal-

ten geblieben. Die Oberfläche ist sehr charakteristisch gestaltet und besteht im wesentlichen aus querliegenden, regellosen "Runzeln", deren Grate teilweise mit kleinen Punkten besetzt sind. Die Alae sind voll entwickelt, wenn auch nur bei einigen Exemplaren erhalten (z.B. PE_1990/373, LS). Soweit erkennbar ist das Flügelgeäder stark reduziert. Auffällig ist vor allem die Radial-Zelle (Rc), die von RA gebildet wird und stielförmig durch r-m und m-m verlängert wird, was sie mit M3+4 verbindet. Der Flügelhinterrand ist nicht komplett erhalten. Cu1b und Pcu verlaufen parallel zum Abdomen und enden in einem gemeinsamen Ast. Der Prothorax ist bei den Exemplaren, die die Ventralseite zeigen, nur noch relikitär erhalten. Die Meso- und Metacoxae sind deutlich getrennt, liegen quer und sind oval im Umriss. Lateral des Metasternum gliedern sich das Metepisternum und die Epipleure der Elytre ab. Das Meso- und Metasternum sind beides plattenförmige,

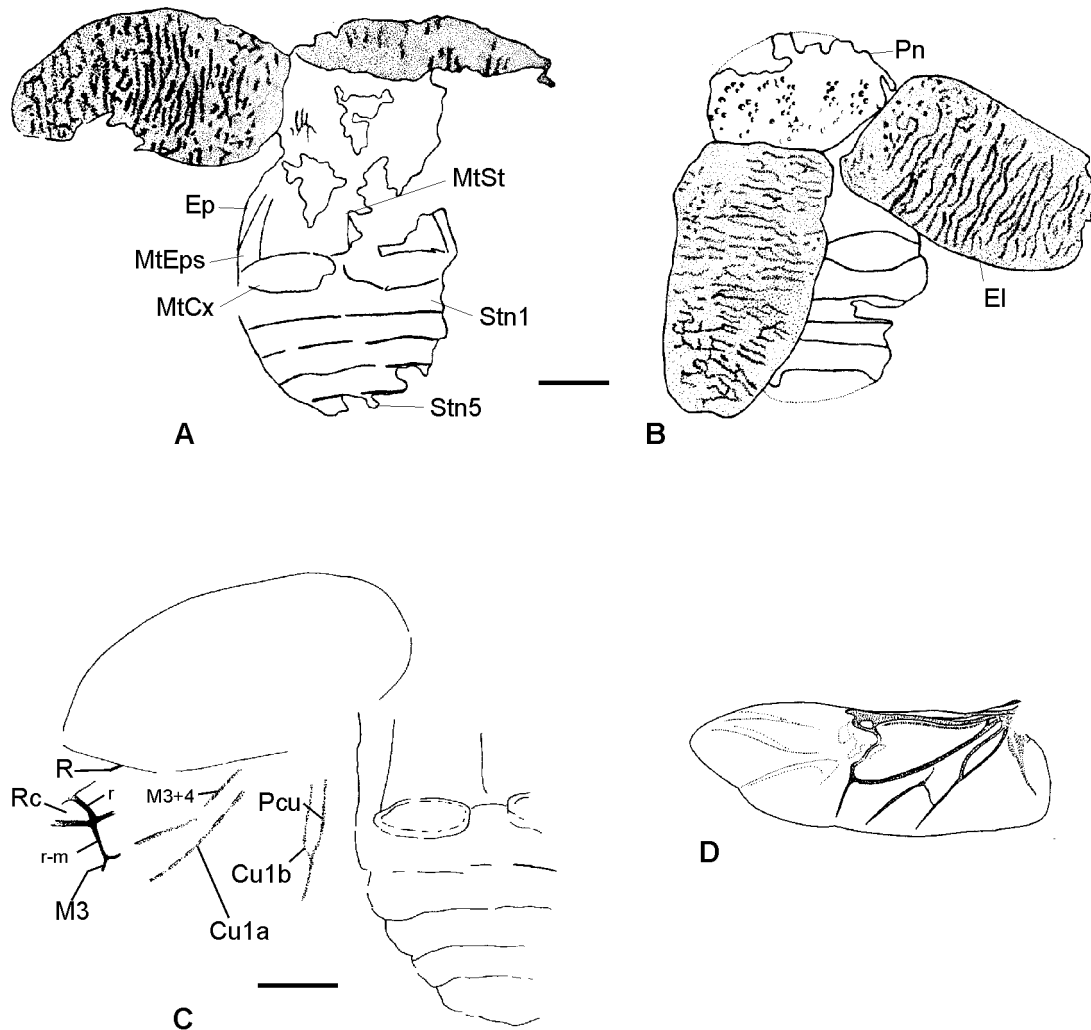


Abb. 74: Alticinae gen. et sp. indet.; A: nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_1997/7, LS); B: nahezu vollständiges Exemplar in Ventral-Ansicht (PE_2000/463, LS); C: einziges Exemplar, das Reste der Flügeladerung zeigt (PE_1990/373, LS); D: linker Hinterflügel von *Podontia lutea* (OLIVIER) (nach SUZUKI 1994); M = 1 mm.

breite Sklerite. Das Metasternum wird apikal durch eine Längsnaht geteilt. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen, von denen die Sternite 2 und 3 deutlich kürzer als die übrigen sind. Sternit 1 ist ungefähr so lang, wie das Metasternum.

Bemerkungen: Insgesamt liegen derzeit 360 Exemplare aus dem Eckfelder Maar vor, die aufgrund von großen habituellen Ähnlichkeiten vermutlich nur eine einzige Art repräsentieren. Eine eindeutige Bestimmung kann in diesem Fall nicht erfolgen, obwohl recht viel und gut erhaltenes Material vorliegt. Es handelt sich hier vermutlich um einen Angehörigen der Alticinae. Dafür sprechen vor allem die querliegenden Coxae und die Aderung der Hinterflügel. Die Alae sind vom Cantharidentypus (*sensu* REITTER 1909: 11). In ähnlicher Form kommt diese Ausprägung nur bei Angehörigen der Alticinae vor (SUZUKI 1994). Vor allem das Fehlen von M1+2, die die Queradern r-m und m-m in zwei gleichlange Abschnitte teilt, ist bislang nur von Angehörigen der Alticinae, Clytrinae und "Palophangiinae" bekannt. Die Zugehörigkeit zu den letzten beiden Unter-Familien kann aber aufgrund der unterschiedlichen Ausbildung der Vannal- und Jugal-Region sicher ausgeschlossen werden.

Zoogeographische Beziehungen zeigen, dass rezente Angehörige der Alticinae heute mit ca. 43 % aller bekannten Gattungen in der Neotropis verbreitet sind. In der Orientalis leben ca. 19 % der Gattungen, in der Äthiopis ca. 12 %, in der Nearktis ca. 9 % und in der Paläarktis ca. 6 % (SCHERER 1982). Das Vorkommen der Alticinae in den Ablagerungen des Eckfelder Maares kann somit als indirekter Hinweis auf ein tropisches bis subtropisches Klima im Eozän Mitteleuropas gewertet werden.

Von der Oberflächenstruktur der Elytren her, haben die vorliegenden Exemplare große Ähnlichkeiten mit Angehörigen der Gattung *Plagioderna* CHEVROLAT. *Plagioderna* ist heute vor allem in den gemäßigten nördlichen Breiten, aber auch in Chile, Brasilien, Süd-Afrika, Indien und auf den Philippinen verbreitet. Die Larven und die Imagines ernähren sich von Arten der Salicaceae, Celastraceae und Flacourtiaceae (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995).

Biostratonomie: Die vorliegenden Exemplare sind alle gut erhalten und zeigen zumindest noch Reste ihrer ehemaligen Strukturfarben. Der überwiegende Teil (62 %) zeigt die Dorsal-Seite. 14 % zeigen die Ventral-Ansicht.

Nur bei wenigen Exemplaren ist der Kopf erhalten. Keines der Fossilien besitzt noch Extremitäten, die vermutlich früh disartikulieren. Isolierte Elytren ha-

ben lediglich einen Anteil von 15,5 %.

13.3.16.6 Hispinae (Stachelkäfer)

Die Hispinae sind in Bezug auf ihre Biologie und Lebensweise eine recht gut untersuchte Teilgruppe der Chrysomelidae. Derzeit sind ca. 2570 Arten bekannt, die weltweit verbreitet sind (MAULIK 1937). Der Verbreitungsschwerpunkt liegt aber in den Tropen, von wo sie sich vermutlich in die gemäßigten Breiten ausgebreitet haben. Erstaunlicherweise sind bislang keine Angehörigen der Hispinae über 2000 m ü.N.N. gefunden worden, obwohl ihre Wirtspflanzen noch darüber hinaus vorkommen. Über 80 % aller Hispinae ernähren sich von Monokotyledonae (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Die restlichen Prozent sind vornehmlich auf Dikotyledonen zu finden. Nach KALSHOVEN (1957) sind die Monokotyledonen wohl die ursprünglichen Wirtspflanzen der Hispinae.

Älteste Fossilnachweise stammen aus dem Baltischen Bernstein (SPAHR 1981).

Hispinae gen. et sp. indet.
(Taf. 13, Fig. h)

Untersuchtes Material: PE_1993/112, LS.

Beschreibung: Das vorliegende Exemplar ist von der Ventralseite sichtbar. Der Kopf ist leicht lateral verdreht, schlank und deutlich nach vorne ausgezogen. Weitere Strukturen sind nicht zu erkennen. Die neungliedrigen Antennen sind kräftig und an der Innenseite gezähnt. Lateral des Metasternum gliedern sich das Metepisternum und die Epipleure der Elytre ab. Das Meso- und Metasternum sind beides plattenförmige breite Sklerite. Das Metasternum wird apikal durch eine Längsnaht geteilt. Die Metacoxae liegen quer und sind oval im Umriss. Die Femora sind distal etwas verdickt. Die Tibien sind lang und schmal. Die Oberflächenskulptur der Flügeldecken besteht aus acht(?) Reihen feinsten Punkte, die voneinander getrennt und parallel zur Flügeldeckennaht verlaufen.

Bemerkungen: Besonderes Merkmal des Fundes ist der deutlich verlängerte Kopf, der große Ähnlichkeit mit manchen Angehörigen der Anthribidae (Curculionoidea) zeigt. Jedoch inserieren bei ihnen die Antennen weiter cranial am Rostrum, und die einzelnen Antennenglieder sind deutlich länger und nicht so kompakt gebaut (ZIMMERMAN 1994a). Innerhalb der Tribus **Cryptonychini** (Chrysomelidae: Hispinae) gibt es jedoch einige Angehörige, die habituell gut mit dem aus Eckfeld bekannten Fossil übereinstimmen, speziell die Gattung *Gyllen-*

haleus WEISE. Diese ist heute in der Äthiopis, Orientalis und Australis verbreitet (LAWRENCE et al. 1999). Die Larven und Imagines sind vornehmlich auf Palmen (Arecaceae) zu finden (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Weiteres Material kann hier in der Zukunft mit Sicherheit zu einer Klärung führen.

13.3.16.7 Cassidinae (Schildkäfer)

Die Cassidinae umfassen derzeit ca. 159 Gattungen mit mehr als 2000 Arten. Sie zeigen einen ähnlichen Verbreitungsschwerpunkt wie die Angehörigen der Hispinae. Vom Wirtspflanzenspektrum her sind sie den Hispinae sehr ähnlich. Auch sonst scheinen beide Teilgruppen sehr nahe mit einander verwandt zu sein (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995). Morphologisch fallen sie vor allem durch ihren mehr oder minder kreisrunden Umriss und die charakteristisch verbreiterten Flügeldecken auf.

Älteste Fossilnachweise stammen aus dem Baltischen Bernstein (SPAHR 1981).

Cassidinae gen. et sp. indet.

(Abb. 75, Taf. 13, Fig. i)

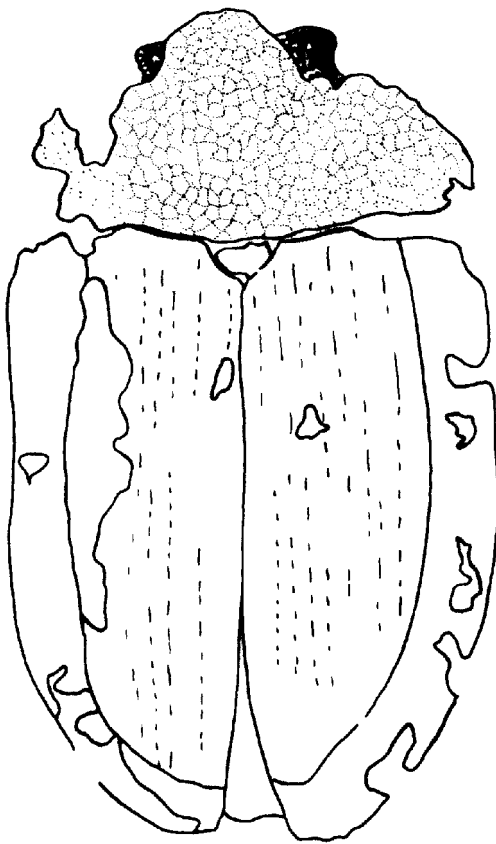


Abb. 75: Cassidinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar in Dorsal-Ansicht (PE_2000/475, LS); M = 1 mm.

Untersuchtes Material: PE_2000/475, LS; PE_2000/476 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge/-breite 2,56 / 1,62; Pronotumlänge/-breite 0,81 / 1,48; Elytrenlänge/-breite 1,89 / 0,81; Randsaumbreit 0,27.

Beschreibung: Die Körperform ist sehr einheitlich und schildförmig im Umriss. Das Pronotum ist am Hinterrand so breit wie die Elytren. Nach vorne läuft es kegelförmig zu, wobei die Vorderkante und die Ecken leicht gerundet sind. Die Oberfläche wird von dichtstehenden und sehr flachen Grübchen besetzt. Das Scutellum ist klein und halbkreisförmig im Umriss. Die Elytren sind basal ca. so breit wie das Pronotum. Die Schultern sind leicht gerundet. Die Seitenkanten verlaufen über zwei Drittel der Elytrenlänge parallel. Erst dann verschmälern sie sich leicht und enden in einer gerundeten Spitze. Auffällig ist ein breiter umlaufender Randsaum, der deutlich vom gewölbten Teil der Elytren abgetrennt ist.

Bemerkungen: Eine eindeutige Bestimmung ist aufgrund der Erhaltung nicht möglich, da lediglich die Dorsalseite sichtbar ist. Vom Habitus erinnern die vorliegenden Exemplare aber an die Gattung *Cassida* LINNEAUS. *Cassida* ist heute kosmopolitisch verbreitet und hat ein breites Wirtspflanzenspektrum (JOLIVET & HAWKESWOOD 1995).

Chrysomelidae indet.

Ein Teil der Funde, ca. 8,5 %, wird in der offenen Nomenklatur geführt. Für diese Fossilien ist eine eindeutige Zuordnung zu einem rezenten Taxon nicht möglich, weshalb sie lediglich in Gruppen morphologisch ähnlicher Individuen zusammengefasst werden. Insgesamt lassen sich sechs verschiedene Gruppen unterscheiden (siehe Anhang C).

13.3.17 Curculionoidea (Rüsselkäferartige)

Curculionoidea gehören in den meisten Insekten-Taphozöosen, so auch in Eckfeld, zu den häufigsten Fossilien. Diese Dominanz, die wohl auch taphonomische Einflüsse widerspiegelt (kompakte Körperform, starke Chitinisierung, gutes Sinkverhalten), zeigt aber auch, dass in der Umgebung und wohl auch am Kratersee selbst eine hohe Individuen- und Artendichte geherrscht haben muss. Diese ist vergleichbar mit heutigen Verhältnissen. Innerhalb der phytophagen Insekten, die ca. 26 % aller Insekten umfassen (STRONG et al. 1984), stellen die Curculionoidea mit über 57000 Arten und mehr als

6000 beschriebenen Gattungen (THOMPSON 1992) die größte und artenreichste Gruppe da.

Da im Rahmen dieser Arbeit eine detaillierte Aufarbeitung der Curculionoidea nicht erfolgen kann, wird lediglich versucht in die Fülle von bislang 1480 Funden eine Gliederung aufgrund verschiedener Morphotypen zu erarbeiten. Diese sollen dann als Grundlage für spätere Arbeiten dienen. Um der Unsicherheit bei der Bestimmung Rechnung zu tragen, wurden die Fossilien, die nach dem äußerlichen Habitus gewisse Übereinstimmungen zeigen, in Gruppen zusammengefasst (siehe Anhang D). Ob es sich hierbei jedoch in jedem Fall um Konspezifität handelt, lässt sich nicht genau entscheiden, da in den meisten Fällen nur wenige morphologische Merkmale erkennbar sind. Fossil sind Angehörige der Curculionoidea bereits seit der Trias bekannt (CARPENTER 1992), jedoch treten Fossilien mit einem typischen "Rüsselkäfer-Habitus" erst ab dem Jura auf. Seither ist eine Unmenge von Arbeiten erschienen, die versuchen Licht ins "systematische Dunkel" der Rüsselkäferartigen zu bringen (u.a. GRATSHEV & ZHERIKHIN 1995a, b; KUSCHEL 1992; KOHRING 1989; KUSCHEL et al. 1994; VOISIN & NEL 1993; VOSS 1953; ZHERIKHIN 1992, 1995; ZHERIKHIN & GRATSHEV 1993, 1997). Diese erweist sich selbst bei so "jungem" Material, wie aus dem Eckfelder Maar, als äußerst schwierig. Jedoch lassen sich Angehörige der Brentidae und Curculionidae mit großer Sicherheit im Eckfelder Material nachweisen.

Im folgenden wird der systematischen Gliederung von KUSCHEL (1995) gefolgt wird.

13.3.17.1 Brentidae (Langkäfer)

Die Brentidae bilden mit ca. 3500 beschriebene Arten innerhalb der Curculionoidea eine eher kleinere Teilgruppe. Allgemein werden sechs Unter-Familien unterschieden (*sensu* KUSCHEL 1995) (Brentinae, Cyladinae, Antilarhininae, Carinae, Apioninae und Euryhynchinae). Jedoch ist die Eingliederung der Apioninae innerhalb der Brentidae sehr umstritten und wird schon seit mehreren Jahren kontrovers diskutiert (u.a. ALONSO-ZARAZAGA 1990; CROWSON 1967; KISSINGER 1968; KUSCHEL 1995; MORIMOTO 1976; ZIMMERMAN 1994b).

Rezente Brentidae sind vor allem in den Tropen zu finden. Ihre größte Verbreitung haben sie im indopazifischen Raum, wo mehr als 150 Gattungen vorkommen (ZIMMERMAN 1994b). Neben dem indopazifischen Raum sind sie auch in der Äthiopis (inkl. Madagaskar) (~ 80 Gattungen) und der Neotropis (~ 50 Gattungen) recht artenreich vertreten. In Australien sind nur wenige Gattungen mit ca. 85 Arten vertreten, von denen keine endemisch ist (LAW-

RENCE & BRITTON 1991; ZIMMERMAN 1994b). In der Nearktis und der östlichen Paläarktis sind hingegen nur wenige Angehörige der Brentidae zu finden (MORIMOTO 1976).

Obwohl bislang weit über 3500 Arten beschrieben worden sind, ist über die Biologie der meisten Imagines und Larven wenig bekannt. Nach BEESON (1925) bohren die Weibchen mit ihrem langen Rüssel Löcher in die Rinde frischer oder frischgefallener Bäume, um ihre Eier dort abzulegen. Manchmal werden dabei auch schon Gänge anderer Insekten genutzt und deren Bewohner verjagt. Die Larven ernähren sich überwiegend räuberisch oder leben von Mikroorganismen und Pilzen, die unter der Rinde wachsen. Fossil lassen sich Angehörige der Brentidae seit dem frühen Paläogen, speziell dem Baltischen Bernstein nachweisen. Eine Übersicht findet sich in der Zusammenfassung von SPAHR (1981: 36 ff.) und LARSSON (1978). Die bislang ältesten Angehörigen der Brentidae (s.str.), also den Tieren mit einem deutlich verlängertem Habitus, stammen aus den Ablagerungen der Grube Messel (LUTZ 1990; TRÖSTER 1993c). Hier lassen sich mindestens zwei verschiedene Morphotypen unterscheiden. Weitere Funde sind aus afrikanischem Kopal bekannt. Sie lassen sich alle rezenten Gattungen zuordnen, die auch heute noch auf dem afrikanischen Kontinent vorkommen (KLEINE 1941).

Brentidae gen. et sp. indet. 1

(Brentidae: Brentinae: Trachelizini?)

(Abb. 76, Taf. 14, Fig. e, f)

Untersuchtes Material: PE_2000/1279 a+b, LS; PE_2000/1247, LS; PE_2000/1246 a+b, LS; PE_1997/64 a+b, LS; PE_1996/62, LS; PE_1992/331 a+b, LS; PE_1992/118, LS; PE_1990/103 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 7,83; Antennenlänge 1,68; Prorostrum 0,9; Metarostrum 1,21; Augendurchmesser 0,51; Pronotumlänge 1,48; Länge der subbasalen Verengung 0,27; Elytrenlänge 3,91; Metasternum 1,21; Sternit 1+2, 3, 4, 5: 1,35, 0,13, 0,13, 0,54; Femur 0,94; Tibia 1,21; Tarsus 1-3, 5: 0,13, 0,1, 0,1, 0,27.

Beschreibung: Die vorliegenden Exemplare zeichnen sich alle durch ein stark verlängertes Rostrium und insgesamt durch einen länglichen bis zylindrischen Habitus aus. Die Antennen sind ungefähr so lang wie der Kopf. Das Prorostrum reicht bei vorgestreckten Antennen ca. bis zwischen das 6. und 7. Antennenglied. Die einzelnen Glieder sind mit Aus-

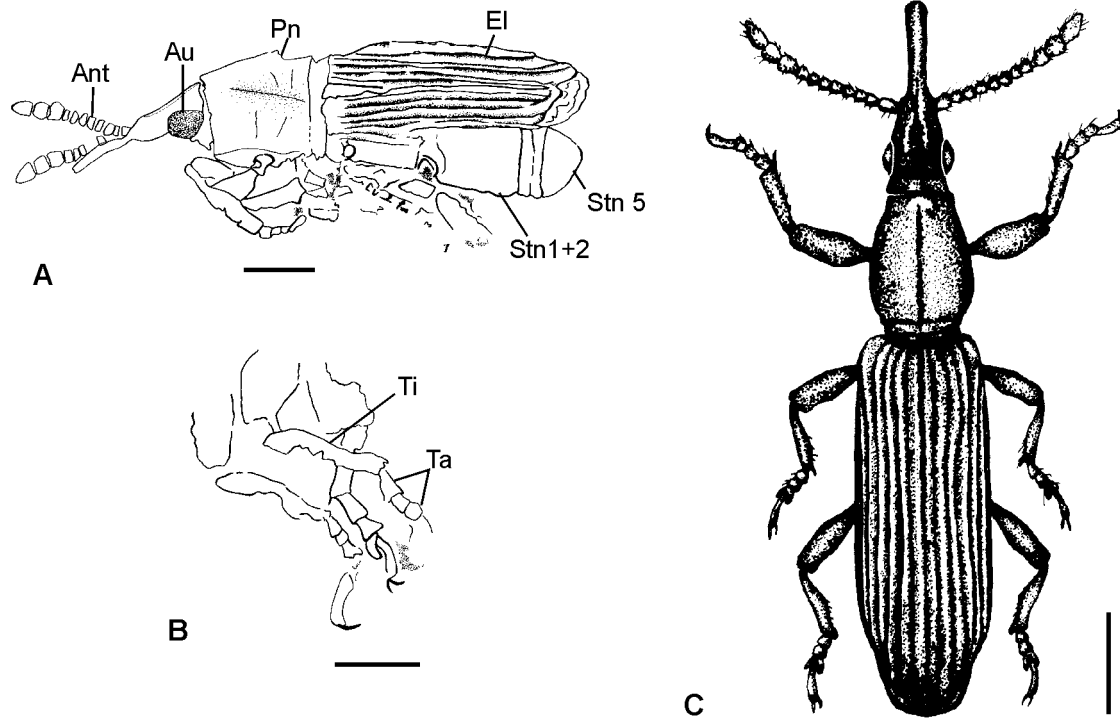


Abb. 76: Brentidae gen. et sp. indet. 1; A: nahezu vollständiges Exemplar in Lateral-Ansicht (PE_1992/331 a+b, LS); B: Detail der Tarsalglieder (PE_2000/1246 a+b, LS); C: Rekonstruktion eines weiblichen Exemplares; M = 1 mm.

nahme des Scapus und der letzten drei Endglieder perlschnurartig aneinandergereiht. Die letzten drei Glieder sind auffällig verdickt. Insgesamt sind die Antennen mit feinen Härchen besetzt. Die Augen liegen lateral in der Mitte des Metarostrums. Sie sind im Vergleich zur Gesamtgröße des Kopfes recht groß. Das Pronotum ist länger als breit, und die Seitenkanten sind schwach konvex gebogen. Dorsal wird es von einer Längsfurche geteilt. Die subbasale Verengung am Ende des Pronotums ist recht schmal. Die Elytren sind langgestreckt und zylindrisch im Umriss. Im distalen Drittel sind sie deutlich eingeschnürt. Die Oberflächen-Skulptur wird von sechs deutlichen Rippen gebildet. Die letzten beiden Rippen setzen unterhalb der Elytren-Schultern an und laufen kurz vor der distalen Verengung zusammen. Die Femora sind basal stark eingeschnürt, werden distal dann aber schnell breiter. Im Vergleich zu den Vorderextremitäten sind die beiden hinteren Femora deutlich schmäler. Die Tibien sind lang und schienenförmig. An den Innenseiten sind distal kleine Härchen zu erkennen. Die Tarsalglieder 1-3 sind alle gleich gebaut. Das vierte ist sehr stark reduziert. Das letzte Tarsalglied ist stark verlängert und trägt am Ende eine einfache Klaue (PE_2000/1246 a+b, LS; PE_1997/65 a+b, LS; PE_1992/118, LS). Bei PE_1992/331 a+b, LS sind

aufgrund der lateralen Einbettung die Bereiche des Metasternums und der Abdominal-Sternite sichtbar. Das Metasternum ist etwa so lang wie die ersten beiden Sternite. Die Metacoxalhöhlen sind klein und werden von einem halbkreisförmigen Wulst umgeben. Die ersten beiden Sternite sind miteinander verschmolzen. Die beiden vorletzten Sternite sind hingegen sehr schmal. Das letzte ist länger und am Ende halbkreisförmig abgerundet.

Bemerkungen: Dass es sich bei den Fossilien um Angehörige der **Brentinae** handelt, wird durch den allgemeinen, verlängerten Körper sowie die Ausbildung der Antennen und Abdominal-Sternite, bestätigt. Eine nähere taxonomische Zuordnung erweist sich als äußerst schwierig, da hierfür vor allem Strukturen der männlichen Genitalien nötig sind, diese aber bei Fossilien in den meisten Fällen nicht erhalten sind. Habituell stimmen die Eckfelder Exemplare mit Angehörigen der Tribus Trachelizini weitgehend überein (siehe ZIMMERMAN 1991: Taf. 74-76). Die Tribus ist heute auf die ehemaligen Gondwana-Kontinente beschränkt. Ihre größte Verbreitung hat sie im indopazifischen Raum (LAWRENCE et al. 1999; ZIMMERMAN 1994b). Innerhalb der Brentidae ist der Sexualdimorphismus stark ausgeprägt. Vor allem das Prorostrum ist bei den Weib-

chen oft stark verlängert. Bei den Männchen hingegen ist es häufig sehr kurz und auffallend verbreitert. Zudem sind die Femora bei ihnen mit unterschiedlich gestalteten Zähnen besetzt. Da bei den Eckfelder Fossilien alle Exemplare ein verlängertes Rostrum haben und auch sonst keinerlei Modifikationen an den Femora zeigen, scheint es sich bei ihnen vermutlich ausschließlich um Weibchen zu handeln.

Brentidae gen. et sp. indet. 2
(Brentidae: Brentinae)
(Abb. 77)

Untersuchtes Material: PE_2000/1248 a+b, LS; PE_1994/4. LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 5,4; Antennenlänge 3,51; Länge der Antennenglieder 11-8: 0,67, 0,40, 0,36, 0,35; Prorostrum 0,54; Metarostrum 1,21; Elytrenlänge 2,49.

Beschreibung: Die beiden Exemplare sind sehr unvollständig erhalten. Bei PE_1994/4, LS ist der Kopf von der Dorsal-Seite sichtbar. Das Prorostrum

ist nicht so stark verlängert. Bei vorgestreckten Antennen reicht es bis zur Mitte des fünften Antennengliedes. An der Ansatzstelle der Antennen ist das Rostrum ein wenig verdickt. Das erste Antennensegment ist deutlich verdickt. Die nachfolgenden sechs Segmente sind uniform und ansatzweise imbrikat gelagert. Ab dem achten Segment werden die einzelnen Glieder schlanker und sind deutlich verlängert. Hinter den Antennenansatzstellen verschmälert sich das Prorostrum ein wenig. Die Spitze ist nur schwach gerundet. Teile des Postmentum und der Mandibeln sind nicht zu erkennen. Das Metarostrum ist etwa so lang wie das Prorostrum. Vom Beginn des Prosternums bis zu den Ansatzstellen der Antennen verschmälert es sich kontinuierlich. Die Augen liegen sehr weit hinten am Kopf. Sie sind recht groß und rund. Das Prosternum ist craniad etwa so breit wie der Kopf. Distal verbreitert es sich kontinuierlich auf die 1,5-fache Kopfbreite. Einzelheiten der Oberflächenstruktur sind nicht erkennbar. Am Ende befinden sich lateral zwei runde Strukturen, die als Reste der vordersten Coxalhöhlen gedeutet werden können. Die Oberflächenstruktur der Flügeldecken sind andeutungsweise beim zweiten Exemplar (PE_2000/1248 a+b, LS) erhalten. Die Elytren sind länglich und schmal. Die Hinterenden sind stumpfwinkelig abgerundet. Die Oberfläche besteht aus Rippen und dazwischenliegenden Grubenreihen. Die sichtbaren Reste der Abdominalsternite zeigen zwei kurze (Sternit 3 und 4) und ein etwas längeres, halbkreisförmig gerundetes fünftes Sternit.

Bemerkungen: Aufgrund der Ausbildung der Abdominalsternite ist eine Zugehörigkeit zu den Brentidae sehr wahrscheinlich. Eine genauere systematische Gruppierung innerhalb der Familie wird aber durch die nur unvollständige Erhaltung erschwert und ist z.Z. nur unter großem Vorbehalt möglich. Die auffällige Ausprägung der Antennen lässt zumindest eine Zugehörigkeit zu den **Brentinae** als sehr wahrscheinlich erscheinen. Die anderen Unter-Familien unterscheiden sich doch erheblich im Antennenbau von den vorliegenden Exemplaren. Innerhalb der Brentinae zeigen vor allem weibliche Tiere der Tribus Arrhenodini (z.B. *Ectocemus decemmaculatus* (MONTROUZIER)) gewisse habituelle Übereinstimmungen mit den beiden Exemplaren aus dem Eckfelder Maar (siehe ZIMMERMAN 1991: Taf. 69, Fig. 4).

Brentidae gen. et sp. indet. 3
(Brentidae: Apioninae)
(Abb. 78, Taf. 14, Fig. g)

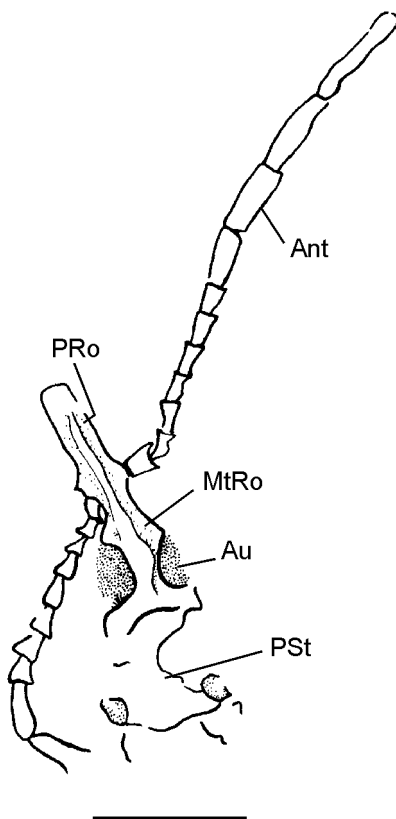


Abb. 77: Brentidae gen. et sp. indet. 2; Detail der Antennen und Kopf-Unterseite (PE_1994/4, LS); M = 1 mm.

Maße (in mm): Gesamtlänge 4,18; Rostrum 1,48; Kopf 0,33; Pronotum 0,40; Elytren 1,62; Trochanter 0,27; Femur 0,81; Tibia 0,67.

Beschreibung: Auffälligstes Merkmal der vorliegenden Fossilien sind ihre stark gewölbten Flügeldecken, die oberflächlich mit mehreren Punkstreifen skulptiert sind. Die dazwischenliegenden Bereiche zeigen keinerlei Skulptur. Apikal sind die Elytren abgerundet. Der Kopf läuft bei den meisten Exemplaren in einen stark verlängerten Rüssel aus. An der Fühlerbasis ist dieser ein wenig verbreitert. Die Antennen sind ungekniet. Das erste Glied ist verlängert. Die nachfolgenden sind schmal und uniform. Die letzten drei Endglieder sind zu einer spindelförmigen Keule ausgebildet (PE_2000/1327 a+b, LS). Die großen Augen liegen recht weit distal am Kopf. Das Pronotum ist kürzer als das Metarostrum. In lateraler Ansicht ist das Pronotum etwa so breit wie der Kopf. Distal ist es deutlich breiter. Das Metasternum ist stark konvex gebogen und wird von den beiden letzten Coxae begrenzt. Von den Abdominal-Segmenten sind nur die ersten beiden sichtbar. Die restlichen werden von den Elytren bedeckt. Der Trochanter ist lateral jeweils sichtbar. Bei PE_1992/381, LS sind die Femora schlank und extrem verlängert (ähnlich wie bei *Apion convexipenne* LEA). Die Tibien sind ebenfalls verlängert und zeigen keinerlei Bedornung oder Endsporne. Die Tarsalglieder sind einheitlich gebaut, wobei das erste und das letzte Glied etwas verlängert zu sein scheint.

Bemerkungen: Insgesamt liegen bislang 84 Fossilien von dieser Gruppe vor. Habituell stimmen sie recht gut mit Angehörigen der **Apioninae**, spezi-

ell der Gattung *Apion* HERBST, überein. Dies wird vor allem durch die nicht geknieten Antennen, die stark gewölbten Elytren und das verlängerte Rostrum bestätigt. Eine endgültige Bestimmung und genaue systematische Zuordnung sind aber zum jetzigen Zeitpunkt nicht möglich, da alle Fossilien nur in Lateral-Ansicht eingebettet sind. Genauere Kenntnisse der Rostrum- und Pronotalstrukturen sowie der männlichen Genitalien wären für eine weiterführende Bestimmung sehr wichtig.

Innerhalb der Curculionoidea bildet die Gattung *Apion* die weitaus größte Gruppe. Insgesamt sind wohl weit mehr als 200 Arten bekannt, die heute nahezu weltweit verbreitet sind. Ihren Ursprung hatten sie aber vermutlich in paläarktischen Regionen (ZIMMERMAN 1994b: 283). Bevorzugte Wirtspflanzen sind Schmetterlings (Falaceae)- und Korbblütler (Asteraceae). Fossil sind Angehörige der Apioninae bereits seit der Unter-Kreide bekannt (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Die Gattung *Apion* lässt sich mit mehreren Funden sicher aus dem Baltischen Bernstein nachweisen (SPAHR 1981; WEITSCHAT & WICHARD 1998).

Biologie: Bei ca. 10 % der Funde ist das Rostrum etwas verkürzt und distal verbreitert. Bei diesen Exemplaren handelt es sich vermutlich um Männchen. Im Gegensatz dazu ist das Rostrum bei den Weibchen häufig verlängert und kaum distal verbreitert (LEA 1910; ZIMMERMAN 1994b).

Brentidae gen. et sp. indet. 4
(Brentidae: Apioninae)
(Abb. 79, Taf. 14, Fig. h)

Maße (in mm): Gesamtlänge 4,45; Rostrum 1,48; Kopf 0,4; Antennenlänge (unvollst.) 0,54; Pronotum 0,67; Elytren 2,16; Trochanter 0,22; Femur 0,81; Tibia 0,87.

Beschreibung: Die Elytren sind langgestreckt und schmal. Lediglich median sind sie leicht konkav gewölbt. Sie sind oberflächlich mit mehreren Punkstreifen skulptiert. Die dazwischenliegenden Bereiche sind glatt. Apikal sind die Elytren abgerundet. Das Pronotum ist basal verbreitert. Oberflächlich ist es mit kleinen Grübchen und Tuberkeln skulptiert. Der Kopf läuft in ein stark verlängertes Rostrum aus. Das Pronotum ist etwa doppelt so lang wie das Metarostrum. Die Ansatzstelle der Antennen ist nicht zu erkennen. Bei PE_1990/3, LS ist das erste Antennenglied der Antenne erhalten. Es ist deutlich verlängert. Die nachfolgenden sind schmal und uniform. Die letzten drei Endglieder sind zu ei-

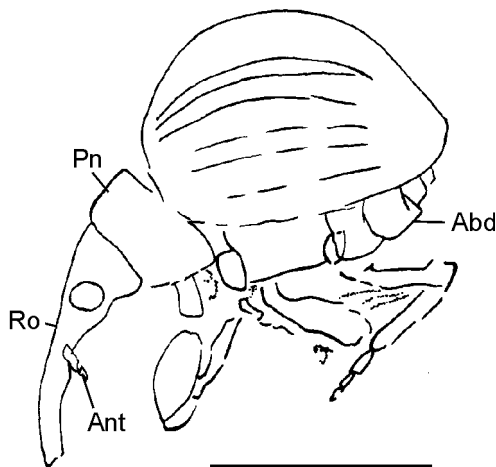


Abb. 78: Brentidae gen. et sp. indet. 3; nahezu vollständiges Exemplar in Lateral-Ansicht (PE_2000/1329 a+b, LS); M = 1 mm.

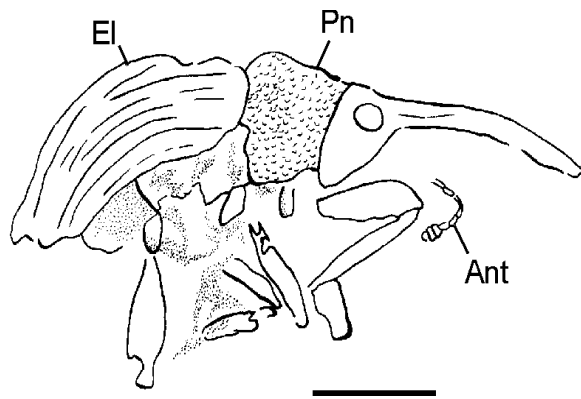


Abb. 79: Brentidae gen. et sp. indet. 4; nahezu vollständiges Exemplar in Lateral-Ansicht (PE_1992/533, LS); M = 1 mm.

ner spindelförmigen Keule ausgebildet (siehe Abb. 79). In lateraler Lage sind vom Thorax Teile des Metasternums und des Abdomens zu erkennen. Es sind jedoch keinerlei Strukturen sichtbar. Die Trochanteres sind auffällig verbreitert. Die Femora sind verlängert und distal verbreitert. Eine Bedornung oder Endsporne sind vorhanden. Die Tibien sind lang und schmal.

Bemerkungen: Insgesamt liegen bislang 271 Fossilien von dieser Gruppe vor. Aufgrund der ungeknieten Fühler und des gelängten Habitus ist eine Zugehörigkeit zu den **Apioninae** sehr wahrscheinlich. Auffällig ist vor allem die gerunzelte Pronotaloberfläche. In dieser Form ist sie auch bei Angehörigen der Gattung *Perapion* WAGNER ausgebildet. Auch habituell zeigen die Fossilien aus Eckfeld große Übereinstimmungen mit der Gattung *Perapion*. Für eine genauere Bestimmung wäre aber die Kenntnis vom Umriss und Bau der Mesocoxalhöhlen wichtig. Nach KISSINGER (1968) stehen die Mesocoxalhöhlen sehr dicht beieinander. Innerhalb der Curculionoidea bildet die Gattung *Perapion* eine eher kleine Gruppe, die insgesamt mit nur wenigen Arten vornehmlich in der Holarktis und der Äthiopis vorkommt ist, aber durch den Menschen nahezu weltweit verbreitet wurde (ZIMMERMAN 1994b).

13.3.17.2 Curculionidae (Rüsselkäfer)

Innerhalb der Curculionoidea stellen die Angehörigen der Curculionidae mit bislang ca. 47000 bekannten Arten die größte Familie (ALONSO-ZARAZAGA & LYAL 1999; ANDERSON 1993). Insgesamt werden innerhalb der Curculionidae sechs Unter-Familien unterschieden (KUSCHEL 1995; ZIMMERMAN 1993, 1994a, b). Dabei scheint sich zu bestätigen, dass es sich bei den Brachycerinae um

kein Monophylum handelt (THOMPSON 1992). Auch Larvalmerkmale, die für diese Teilgruppe intensiv von MAY (1993) untersucht wurden, weisen die Brachycerinae als Sammeltaxon aus. Die phylogenetischen Beziehungen und die Monophylie der restlichen Teilgruppen der Curculionidae sind ebenfalls nicht ganz geklärt (KUSCHEL 1995), so dass eine genaue systematische Zuordnung der Fossilien auf der Grundlage der bisherigen phylogenetischen Analysen nicht eindeutig erfolgen kann. Einige Exemplare zeigen aber große habituelle Übereinstimmungen mit rezenten Angehörigen der Curculionidae, so dass sie unter Vorbehalt in diese Gruppe eingeordnet werden.

Biologie: Aufgrund der Artenfülle ist eine genaue Untersuchung der jeweiligen ökologischen Ansprüche noch nicht für alle rezenten Teilgruppen erfolgt. Das macht es auch schwierig, die ökologischen Bedingungen zu Lebzeiten der Fossilien zu rekonstruieren. Im allgemeinen ernähren sich die Curculionidae ausschließlich phytophag. Dadurch steht ihnen ein großes Artenspektrum von Pflanzen, hauptsächlich Angiospermen, zur Verfügung. Aufgrund ihrer Ernährungsgewohnheiten lassen sich zwei Gruppen unterscheiden (*sensu* MITTER et al. 1988):

Polyphag: Imagines und Larven leben vornehmlich im Boden und ernähren sich von den Wurzeln ihren Wirtspflanzen (Ithyocerinae, Brachycerinae, Entiminae).

Oligophag / Monophag: Imagines und Larven ernähren sich von Blättern, Knospen, Blüten und dem Holz ihrer Wirtspflanzen (Somatodinae, Hyperinae, Curculioninae, Rhynchophorinae, Cossoninae, Scolytinae, Platypodinae).

Entwicklung der phytophagen Lebensweise: Betrachtet man die Diversität der Brentidae und Curculionidae, die überwiegend phytophag leben, so stellen sie rund 91 % der gesamten Curculionoidea und sind damit ca. 25 mal artenreicher als ihre Schwestergruppe Attelabidae (ALONSO-ZARAZAGA & LYAL 1999; ANDERSON 1993; KUSCHEL 1995). Diese enorme Artenfülle ist im wesentlichen auf die Umstellung der Nahrung, eine enge Co-Evolution mit den Angiospermen (dabei meist Bindung an eine bestimmte Pflanzenart) und die Umbildung des Rostrums zur verbesserten Eiablage im Boden zurückzuführen (MITTER et al. 1988). "Primitive" Curculionoidea, wie z.B. die Nemomychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae und die basalen

Gruppen der Brentidae (Carinae, Brentinae, Antliarhininae) sind hingegen oft vergesellschaftet mit Gymnospermen, Pilzen oder abgestorbenem Pflanzenmaterial. Somit scheint sich die phytophage Lebensweise der Rüsselkäfer zu Beginn der Kreide, wohl in enger Entwicklung mit den Angiospermen, von einer primitiv saprophagen bis fungiphagen Ernährungsweise in den terminalen Taxa der Brentidae und Curculionidae durchgesetzt zu haben (ANDERSON 1993; MITTER et al. 1988).

Curculionidae gen. et sp. indet.
(Curculionidae: Curculioninae: Curculionini)
(Abb. 80, Taf. 14, Fig. i, j)

Untersuchtes Material: PE_2000/1493 a+b, LS; PE_2000/1492 a+b, LS; PE_1994/93 a+b, LS; PE_1993/155 a+b, LS; PE_1993/48 a+b, LS; PE_1992/324 a+b, LS; PE_1992/319 a+b, LS; PE_1992/108 a+b, LS; PE_1990/1031 a+b, LS; PE_1990/1021 a+b, LS; PE_1990/945 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge (ohne Rostrum) 7,42; Rostrum 7,69; Pronotumlänge 1,75; Elytrenlänge 5,26; Femur 3,37; Tibia 2,9; Tarsus 1-4: 0,4, 0,27, 0,27, 0,036.

Beschreibung: Bei den vorliegenden Exemplaren handelt es sich um sehr auffällige Angehörige der Curculionidae, deren Rostrum extrem verlängert ist. Der Gesamthabitus ist eher gedrungen. Die Antennen setzen etwa nach einem Drittel der Rüssellänge an. Der Scapus ist verlängert und liegt vermutlich am Metarostrum an. Die nachfolgenden Antennenglieder sind schmal und uniform. Die letzten drei Endglieder sind zu einer spindelförmigen Keule ausgebildet (PE_1993/155 a+b, LS). Die Augen sind klein und rundlich im Umriss. Das Pronotum ist in lateraler Ansicht eher kastenförmig, wobei die seitliche Vorderkante leicht konkav eingebuchtet ist. Die hintere Seitenkante verläuft nahezu gerade. In Dorsal-Ansicht ist das Pronotum breiter als lang und craniad deutlich verjüngt. Oberflächlich ist es mit kleinen Grübchen und Tuberkeln skulptiert. Die Elytren sind schmal und apikal abgerundet. Oberflächlich sind mehrere Punktstreifen zu erkennen, deren Durchmesser unterschiedlich ist. In lateraler Lage sind vom Thorax Teile des Metasternums und des Abdomens zu erkennen. Das Abdomen reicht nicht über die Flügeldecken hinaus. Die Femora sind verlängert und verbreitern sich distal. Im hinteren Drittel der vorderen Femora ist ein dreieckiger Zahn vorhanden, der fast rechtwinklig absteht. Die Tibien sind schmal und ebenfalls ver-

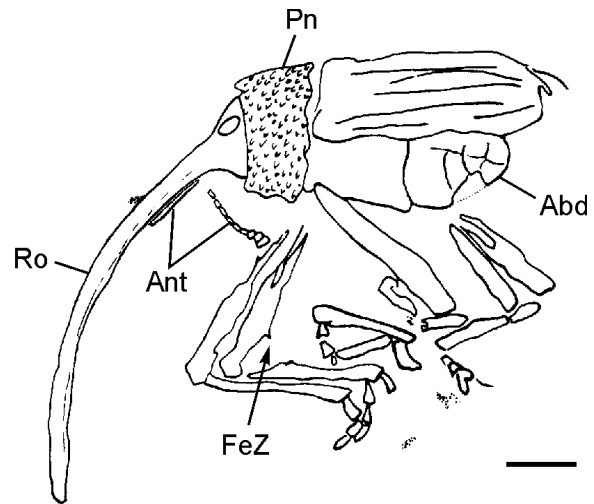


Abb. 80: cf. *Curculio* LINNAEUS; nahezu vollständiges Exemplar in Lateral-Ansicht (PE_1993/155 a+b, LS); M = 1 mm.

längert. Das erste Tarsalglied ist ca. 1,5-fach so lang wie die beiden nachfolgenden. Die Klauen sind einfach entwickelt.

Bemerkungen: Bei den vorliegenden Fossilien spricht vor allem der gedrungenen Habitus und das stark verlängerte Rostrum für eine Zugehörigkeit zu den Curculionidae. Ein derart verlängertes Rostrum findet sich bei rezenten Rüsselkäfern nur noch innerhalb der **Curculioninae**, worin vor allem Angehörige der Gattung *Curculio* LINNAEUS die größten habituellen Übereinstimmungen mit den Eckfelder Fossilien zeigen. *Curculio* ist heute nahezu weltweit verbreitet und umfasst mehr als 40 Arten (ALONSO-ZARAZAGA & LYAL 1999). Ihre größte Verbreitung haben sie im indopazifischen Raum. Ihr Habitus ist recht einheitlich. Vor allem an der allgemeinen Größe des Rostrums, der Ansatzstelle der Antennen, der Anzahl der Femur-Zähne und der Färbung lassen sich die meisten Arten voneinander unterscheiden (vgl. ZIMMERMAN 1992: Taf. 497-499). Da die wenigsten Arten eine Größe von 6 mm überschreiten, schränkt dies den Vergleich mit rezenten Angehörigen der Gattung ein. *C. arakawai* MATSUMURA & KÔNO zeigt habituell die größten Übereinstimmungen. Wie bei den Fossilien, so liegt bei ihnen auch die Ansatzstelle der Antennen sehr weit basal. Auch die Ausbildung der Femora mit einem deutlich ausgebildeten, dreieckigen Zahn ist ähnlich. Eine genauere Bestimmung kann aber nur bei Kenntnis der Pronotal-Struktur in Dorsal-Ansicht der Fossilien erfolgen. Fossil ist die Gattung *Curculio* mit mehreren Arten aus dem Baltischen Bernstein bekannt. Eine Übersicht findet sich bei SPAHR (1981).

14 Hymenoptera (Hautflügler)

Hymenopteren sind mit insgesamt 222 Funden in der Insekten-Taphozönose des Eckfelder Maares nachgewiesen. Auch in anderen tertiären Fundstellen zeigt sich ein ähnliches Bild. Dort sind Hautflügler oft mit einem breiten systematischen Spektrum vertreten (u.a. COCKERELL 1906; LUTZ 1990; RUST 1999; WEDMANN 2000). Unter den Exemplaren aus Eckfeld finden sich besonders spektakuläre Funde von Angehörigen der Hymenoptera. Hierzu zählen vor allem die zahlreichen Funde von "Riesenameisen", die bislang nur von vier eozänen Fundstellen bekannt sind und Flügelspannweiten von bis zu 16 cm erreichen konnten (LUTZ 1986, 1990). Daneben sind auch 12 Funde von corbiculaten Bienen zu nennen, die mit zu den ältesten Angehörigen dieser Gruppe zählen (LUTZ 1993A; WAPPLER & ENGEL 2002, WAPPLER & ENGEL im Druck) und wichtige Ergebnisse zu phylogenetischen Beziehungen innerhalb dieser Gruppe liefern.

Die Hymenopteren zeichnen sich durch eine Vielzahl von abgeleiteten Merkmalen aus (u.a. HENNIG 1981; KÖNIGSMANN 1976; KRISTENSEN 1991), die diese Gruppe klar als ein Monophylum gegenüber anderen Insektenordnungen abgrenzt. Die Frage nach der eigentlichen Schwestergruppe der Hymenopteren ist bislang aber noch nicht beantwortet. Es haben sich zwei prinzipielle Alternativen, die im wesentlichen auf vergleichenden morphologischen Untersuchungen beruhen, herauskristallisiert. Zum einen soll die mögliche Schwestergruppe der Hymenoptera innerhalb der Mecopteroidea (= Mecoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Siphonaptera) zu finden sein (u.a. KÖNIGSMANN 1976; KRISTENSEN 1981, 1991). Zum anderen soll eine mögliche Schwestergruppe innerhalb einer Abstammungslinie zu suchen sein, die alle übrigen, heute bekannten holometabolen Ordnungen, beinhaltet (RASNITSYN 1980). Neuere Ansätze versuchen auch molekulare Daten (18S rDNA) zu nutzen (u.a. CHALWATZIS 1996), die in manchen Gruppen jedoch auch zu widersprüchlichen Ergebnissen führen können (SCHULTZ et al. 1999, 2001).

Aufgrund ihrer langen evolutiven Entwicklung sind die Hymenoptera sehr vielgestaltig, was eine genauere systematische Bestimmung in den meisten Fällen sehr erschwert. Die Unterteilung der Hautflügler in Großgruppen und ihre phylogenetische Stellung untereinander wurden in jüngster Zeit intensiv diskutiert, aber wohlbegründete Vorstellungen über die internen Verwandtschaftsbeziehungen stehen für die meisten Teilgruppen noch aus (ALEXANDER 1992a; GOULET & HUBER 1993;

MENKE 1997; WHITFIELD 1998; VILHELMSSEN 1997).

Deshalb wird hier dem bislang international allgemein anerkannten System der einzelnen Teilgruppen der Hymenoptera gefolgt (u.a. GOULET & HUBER 1993).

Danach werden die Hautflügler in zwei Gruppen geteilt, in die Pflanzenwespen ("Symphyta") und die Taillenwespen (Apocrita). Für die "Symphyta" haben sich bislang keine Synapomorphien finden lassen (GOULET & HUBER 1993; KÖNIGSMANN 1977; RASNITSYN 1969), so dass ihre systematische Stellung nicht eindeutig geklärt ist. In diese Gruppe werden auch die bislang ältesten Funde aus der Trias gestellt. Die Apocrita werden allgemein als Monophylum angesehen, da sie sich vor allem durch eine starke Einschürung zwischen Mesosoma und Metasoma, die sogenannte "Wespentaille", auszeichnen (GOULET & HUBER 1993; KÖNIGSMANN 1978a, b). Letztere werden wiederum in zwei Gruppen gegliedert. Die "Parasitica" oder auch "Terebrantes". Sie sind in der Regel Parasiten anderer Insekten. Ihnen stehen die stacheltragenden Hautflügler (Aculeata) gegenüber, die ihren Eilegeapparat zu einem Giftstachel umgewandelt haben.

Funde von fossilen Hymenopteren reichen bis in die Unter-Trias zurück (CARPENTER 1992; ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Dabei werden bislang alle triassischen Hymenopteren zu der rezenten Familie der Blattwespen ("Symphyta", Xyelidae) gestellt, da sie beide große Übereinstimmungen im Flügelgeäder zeigen (KÖNIGSMANN 1976; RASNITSYN 1964, 1969, 1980; RIEK 1955; SCHLÜTER 2000). Angehörige der Apocrita fehlen in diesen Ablagerungen bislang völlig. In jurassischen und kretazischen Sedimenten sind dann beide Großgruppen mit zahlreiche Familien und Gattungen vertreten. Besonders in den letzten Jahren sind hier eine ganze Reihe von Funden gelungen, die für die Aufspaltung der einzelnen Teilgruppen wichtige Ergebnisse geliefert haben (u.a. RASNITSYN & ANSORGE 2000; RASNITSYN & MARTÍNEZ-DELCLÒS 2000). Eine Übersicht aller bislang bekannten mesozoischen Hymenoptera findet sich bei DARLING & SHARKEY (1990).

Im Tertiär sind bereits alle rezenten Familien vertreten und auch durch Fossilien, besonders durch Bernsteinfunde, nachweisbar (SPAHR 1987). Nichtsdestotrotz liefern auch Funde in limnischen Sedimenten immer wieder interessante Ergebnisse (u.a. WAPPLER & ENGEL 2002, WAPPLER & ENGEL im Druck; WEDMANN 2000). Im Eckfelder Maar sind bislang nur Angehöriger der beiden Teilgruppen der Aculeata gefunden worden.

14.1 Apocrita (Aculeata)

Die stacheltragenden Hautflügler (Hymenoptera: Aculeata) werden allgemein in drei Großgruppen unterteilt (u.a. BROTHERS & CARPENTER 1993; KÖNIGSMANN 1978b) (siehe Tab. 4). Bei ihnen wurde der Eilegeapparat zu einem Giftstachel umgewandelt. Jedoch können nur die Weibchen bestimmter Gruppen stechen. So ist z.B. der Stechaparat bei abgeleiteten Angehörigen der Formicidae sehr stark reduziert und durch eine Giftdrüse ersetzt. Den Aculeata werden die parasitischen Wespen ("Terebrantes" oder "Parasitica") gegenübergestellt. Aber auch bei den Aculeata ist in manchen Gruppen eine parasitische Lebensweise verbreitet.

Älteste Funde von Angehörigen der Aculeata stammen aus dem Ober-Jura (Familie Bethyloynidae) (ENGEL 2000b; RASNITSYN 1975). Alle mehr abgeleiteten Formen dieser Gruppe haben ihren Entstehungszeitpunkt dann in der Kreide.

14.1.1 Chrysidoidea (Goldwespenartige)

Die überwiegend parasitisch lebenden Chrysidoidea werden rezent in sieben Familien unterteilt, von denen die Bethyloidae, Chrysididae und Dryinidae recht gut bekannt sind (CARPENTER 1986). Bei den anderen handelt es sich weitestgehend um unbekannte pantropische Gruppen (FINNAMORE & BROTHERS 1993). Dabei ist das Spektrum möglicher Wirte sehr breit. Dazu können Angehörige der Phasmatodea, Cicadellidae, Coleoptera oder auch Lepidoptera zählen. Weltweit wird die Gesamtzahl der

Tab. 4: Großgruppen der Aculeata, die bislang in Eckfeld nachgewiesen sind

Überfamilie	Familie
<i>Chrysidoidea</i> (Goldwespenartige)	cf. Bethyloidae
<i>Apoidea</i> (Bienen oder Blumenwespen)	„ <i>Spheciformes</i> “ cf. Crabronidae ("Grabwespen")
	<i>Apiformes</i> Megachilidae (Mörtel- und Blattschneiderbienen)
	Apidae (Bienen)
<i>Vespoidea</i>	Pompilidae? (Wegwespen)
	Formicidae (Ameisen)

Chrysidoidea auf fast 16000 Arten geschätzt (FINNAMORE & BROTHERS 1993). Fossil sind sie bereits seit der Unter-Kreide bekannt (RASNITSYN 1990; RASNITSYN & MARTÍNEZ-DELCLÒS 2000: 88).

Untersuchtes Material: PE_1990/2 a+b, LS (vollständiges Exemplar).

Beschreibung: Das Exemplar ist nahezu vollständig erhalten und leicht dorso-lateral verdreht eingebettet. Am Kopf und Mesosoma sind keine Einzelheiten erkennbar. Die linke **Antenne** ist nach vorne gerichtet und unvollständig erhalten. Die rechte Antenne ist stark deformiert und ist seitlich am Tier nach hinten gerichtet. Eine genaue Anzahl der Antennenglieder ist nicht zu ermitteln. Sie ist aber deutlich größer als acht. Das linke **Flügelpaar** ist gut erhalten und noch deutlich am Mesosoma artikuliert. Die Flügeladerung ist stark reduziert (Abb. 81A). Rs, r-rs und Rs & M sind kräftig entwickelt. Die erste distale Zelle (1D) (*sensu* GOULD & BOLTON 1988) ist nicht geschlossen. M und Cu sind distal der Verschmelzung mit Rs & M nur noch sehr schwach entwickelt. Der gesamte Flügel ist stark mit Mikrotrichien besetzt. Die Aderung des Hinterflügels ist nur noch rudimentär erhalten. Von den Extremitäten ist nur das rechte **Hinterbein** vorhanden (Abb. 81B). Coxa und Femur sind basal verdickt. Die Tibia ist schlank und zeigt distal zwei deutliche Tibialdornen. Das erstes Tarsalglied ist etwa so lang wie die drei nachfolgenden. Der **Pterothorax** ist nach hinten durch ein deutlich dorsal gegliedertes Propodeum abgeschlossen. In Längsrichtung ist das Propodeum in zwei Felder geteilt, die randlich und im zentralen Bereich durch Carinae voneinander getrennt sind. An den posterolateralen Enden scheinen die Carinae in Form eines kleinen Fortsatzes verlängert zu sein. Wie der Kontakt zwischen Scutellum und Propodeum gestaltet ist, lässt sich am Fossilmaterial nicht entscheiden. Das **Abdomen** ist etwas aufgequollen, aber sechs Segmente sind deutlich sichtbar.

Bemerkungen: Das vorliegende Exemplar hat mit einer Gesamtlänge von 3,4 mm eine beträchtliche Größe, bedenkt man, dass die meisten Angehörigen dieser Gruppe nur wenige Millimeter an Größe erreichen, was das Spektrum innerhalb der Chrysidoidea schon etwas einschränkt. Für eine sichere Bestimmung wären Einzelheiten über die genaue propodeale Gliederung sehr hilfreich. Innerhalb der Bethyloidae ist dieses Merkmal für die Gliederung der Unterfamilien von Bedeutung. Angehörige der Plumariidae können schon auf-

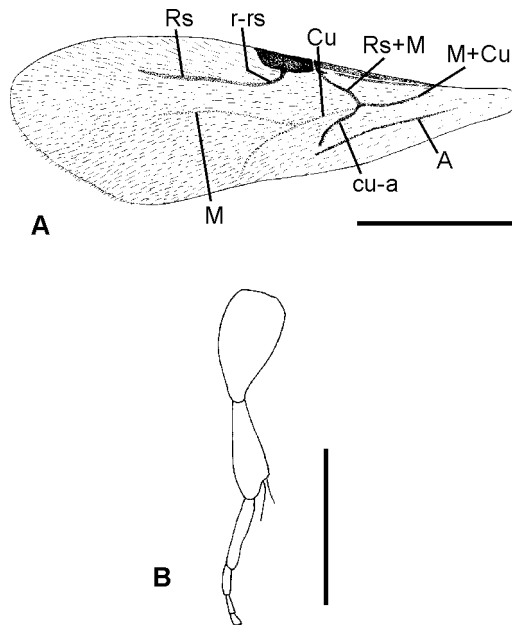


Abb. 81: Chrysidoidea indet. (PE_1990/2 a+b, LS); A: vollständig erhaltener Flügel; B: Hinterbein; M = 1 mm.

grund ihrer auffälligen Antennen ausgeschlossen werden.

Vieles spricht hier für eine Zugehörigkeit zu Angehörigen der **Bethylidae**: (1) Flügelgeäder, (2) sechs sichtbare Tergite, (3) Ausbildung der Antennen mit mindestens zehn sichtbaren Elementen und (4) Gliederung des Porpodeums, mit seinen vielleicht an den dorsolateralen Enden verlängerten Carinae.

Bei den Dryinidae findet sich bei manchen Gruppen eine ähnliche Flügeladerung (Bocchinae). Auffälligstes Merkmal ist bei ihnen aber die Ausbildung des letzten Tarsalsegmentes, das stark verlängert ist und mit der gleichlangen Krallen ein pinzettenähnliches Greif- und Festhalteorgan bildet. Dieses auffällige Merkmal ist beim Eckfelder Exemplar nicht entwickelt, so dass eine Zuordnung zu Bethylidae sehr wahrscheinlich ist. Eine ausführliche Beschreibung der Weltfauna der Bethylidae findet sich bei KIEFFER (1914) und einen Katalog der Weltfauna lieferten GORDH & MÓCZÁR (1990).

14.1.2 Apoidea (Bienen oder Blumenwespen)

Die Überfamilie Apoidea lässt sich in zwei Großgruppen teilen (BROTHERS 1975: Mermal 23.2 und 35.3). Da sind zum einen die paraphyletischen "Spheciformes" mit den †Angaroshecidae, Heterogynaidae, Ampulicidae, Sphecidae und Crabronidae. Zum anderen die monophyletischen Apiformes die insgesamt sieben Familien umfassen (Colletidae, Halictidae, Andrenidae, †Paleomelittidae, Me-

littidae, Megachilidae und Apidae).

Wie bereits in Kapitel 14.1 erwähnt, sind die Aculeata bereits seit dem Ober-Jura bekannt. Die ältesten Apoidea, Angehörige der "Spheciformes" mit einer ganzen Reihe von plesiomorphen Merkmalen, treten erstmals in der untersten Unter-Kreide von Brasilien, Asien und Europa auf (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Stärker abgeleitete Formen dieser Gruppe, wie z.B. die Crabronidae, treten etwas später auch in der Unter-Kreide in Erscheinung (siehe folgendes Kapitel). Somit können die Apiformes, speziell auch die Apidae, nicht früher als in der Kreide entstanden sein (weitere Diskussion siehe S. 125).

Angehörige der "Spheciformes" sind im Eckfelder Material bislang nur mit einem Exemplar nachweisbar. Die Apiformes hingegen sind mit mindestens zwei Familien, zwei Gattungen und drei neuen Arten vertreten (WAPPLER & ENGEL 2002, WAPPLER & ENGEL im Druck).

Aufgrund des Baues der Maxillen und des Labiums, die zusammen einen leckend-saugenden Rüssel bilden, lassen sich bei den Apiformes Kurzzungenbienen (S-T) (= Colletidae, Halictidae, Andrenidae, †Paleomelittidae, Melittidae) und Langzungenbienen (L-T) (= Megachilidae, Apidae) unterscheiden. Bislang sind in Eckfeld nur Angehörige der L-T gefunden worden. Die Systematik der Apiformes folgt im wesentlichen MICHENER (2000) und ENGEL (2001a). Beziehungen innerhalb der Langzungenbienen wurden speziell von ROIG-ALSINA & MICHENER (1993) untersucht (Abb. 82).

14.1.2.1 cf. Crabronidae („Grabwespen“)

Die Crabronidae sind mit 3400 Arten weltweit vertreten (GOULET & HUBER 1993). Die Grabwespen (Specidae s. str. und Crabronidae) stehen in Hinblick auf Körperbau und Sinnesleistungen vor allem den Apidae sehr nahe, so dass sie möglicherweise das Schwestertaxon der Apiformes bilden (u.a. ALEXANDER & MICHENER 1995). Trotz zahlreicher

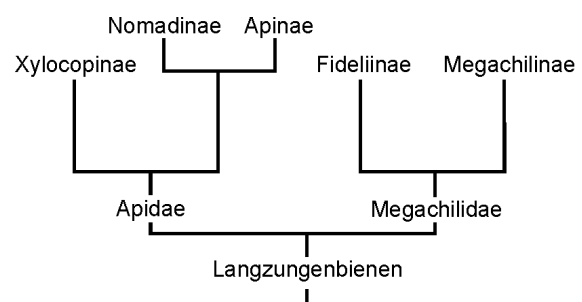


Abb. 82: Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Langzungenbienen (L-T) (nach ROIG-ALSINA & MICHENER 1993).

morphologischer Gemeinsamkeiten (ALEXANDER 1992a, b; BROTHERS & CARPENTER 1993) erreichen die Grabwespen, abgesehen von der neotropischen Art *Microstigmus comes* KROMBEIN (Pempredonini) (ROSS & MATTHEWS 1989), aber nur ansatzweise die hochentwickelten Sozialstrukturen der Bienen, Ameisen und Faltenwespen.

Der Status einiger Unterfamilien innerhalb dieser Gruppe ist noch umstritten (LOMHOLD 1982). Die hier verwendete systematische Einteilung weicht erheblich von dem von MENKE & BOHART (1979) vorgeschlagenen System ab. MELO (1999) schlägt als Ergebnis seiner umfangreichen Analyse (130 morphologische Merkmale) für die "Grabwespen" eine Aufteilung in die Sphecidae s. str. (= Ampulicidae + Sphecinae) und die Crabronidae (= Pempredoninae + Astatinae + Crabroninae + Bembicinae + Philanthinae) vor.

Fossil sind Angehörige der Grabwespen s. l. bereits seit der Unter-Kreide nachzuweisen (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Im Baltischen Bernstein sind sie bislang nur mit zwei Arten vertreten (COCKERELL 1909).

Untersuchtes Material: PE_2000/865, LS (isolierter Vorderflügel).

Beschreibung: Der Flügel ist vollständig erhalten und hat eine Länge von 7,02 mm. Die Basalader (M) verläuft auf gleicher Höhe wie die Querader cu-a. Rsf2-3 ist gerade. Die erste Submarginalzelle ist etwa so groß wie die zwei nachfolgenden. Die Querader 2rs-m ist leicht sigmoidal geschwungen. Das Pterostigma ist länglich-oval im Umriss und reicht mit ca. 1/3 seiner Länge in die Marginalzelle hinein. Der Apex der Marginalzelle ist spitz zulaufend und mündet in den Flügelvorderrand. Die Flügelmembran ist stellenweise mit Mikrotrichien besetzt ansonsten aber hyalin (Abb. 83, Taf. 15, Fig. g).

Bemerkungen: Eine genauere Bestimmung, allein nur auf Flügelmerkmalen basierend, ist innerhalb dieser Gruppe sehr schwierig, da das Flügelgeäder sehr einheitlich ist. Jedoch können einige Unterfamilien, die lediglich nur zwei oder eine Submarginalzelle (SM) aufweisen (z.B. Crabroninae, Pempredoninae (2 SM)), von vornherein ausgeschlossen werden. Bei den Bembicinae ist der Apex der Marginalzelle deutlich vom Flügelvorderrand entfernt. Die Astatinae besitzen in den meisten Fällen lediglich nur eine sehr kleine und reduzierte Marginalzelle, so dass aufgrund der Form der Marginalzelle und des Verlaufes von 2rs-m eine Zugehörigkeit zu den **Philanthinae** sehr wahrscheinlich

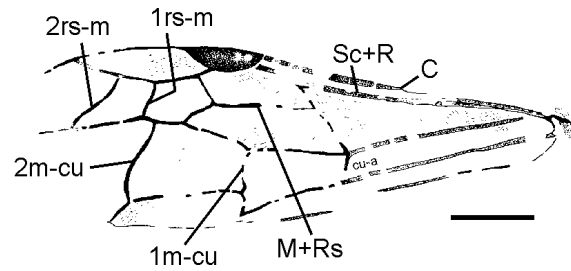


Abb. 83: cf. Crabronidae indet.; Vorderflügel (PE_2000/865, LS); M = 1 mm.

zu sein scheint (ALEXANDER 1992b: Merkmal 19 und 20).

Biologie: Die Philanthinae sind mit nahezu 1100 Arten eine der größten Unterfamilien der Grabwespen. Sie nisten zumeist in der Erde und jagen verschiedene Bienen- oder Käferarten (BLÖSCH 2000). Hierzu zählt auch der "Bienenwolf" (*Philanthus triangulum* FABRICUS), dessen bevorzugte Beutetiere Honigbienen sind.

14.1.2.2 Megachilidae (Mörtel- und Blattschneiderbienen)

Megachiliden sind in den Ablagerungen des Eckfelder Maares bislang nur indirekt durch ihre Fraßspuren an Blättern bekannt (WAPPLER & ENGEL 2002; WAPPLER & ENGEL im Druck). Obwohl keine körperlich erhalten Insekten überliefert sind, belegen diese Funde dennoch die Aktivität von Blattschneiderbienen in der Umgebung des Eckfelder Maares. Die Megachilidae bauen ihre Brutzellen aus Blattstücken, die sie mit Hilfe ihrer gezähnten Oberkiefer aus Laubblättern von Bäumen, Sträuchern und Kräutern ausschneiden. Speziell für den Bau der seitlichen Zellwände werden dafür länglich-ovale bis kreisrunde Blattstücke ausgeschnitten (Taf. 15, Fig. h). Diese werden dann durch Zugabe von Speichel oder Nektar zusammengeklebt. Sie sind mit ca. 3200 Arten weltweit verbreitet (MICHENER 2000), und die meisten Angehörigen der Megachilidae leben solitär bis kommunal. Älteste Fossilnachweise stammen aus dem Baltischen Bernstein, der Fundstelle Florissant (Eozän - Oligozän) und dem Dominikanischen Bernstein (Übersicht in ENGEL 1999: Tab. 2, 2001a).

Untersuchtes Material: PB_2001/82, LS; PE_1990/527, LS.

Bemerkungen: Fraßspuren von Blattschneiderbienen sind von einer Vielzahl von Autoren aus dem Eozän beschrieben worden (u.a. BERRY 1931; BROOKS 1955; COCKERELL 1908; LABANDEIRA

2002; LEWIS 1994). Bei den hier beschriebenen Funden handelt es sich um die bislang ältesten Nachweise für die "Alte Welt". Dieser und andere belegen damit deutlich, dass bereits im Eozän das Nestbauverhalten der Megachilidae, dem heutigen schon sehr ähnlich gewesen zu sein scheint. Eine Übersicht über die bislang bekannten Megachiliden-Funde und ihre Evolution lieferte ENGEL (1999, 2001a).

14.1.2.3 Apidae (Bienen)

Bienen sind in den meisten Fossillagerstätten selten zu finden, weshalb Funde von fossilen Angehörigen dieser Gruppe schon seit den Beschreibungen von BURMEISTER (1831) besondere Beachtung finden. In den letzten Jahren ist die Kenntnis über die phylogenetische und evolutive Entwicklung der Bienen durch neue Fossil-Funde stetig gewachsen. Allgemein werden die Apidae in drei Unterfamilien unterteilt (siehe Abb. 82), von denen bislang nur die Xylocopinae und Apinae fossil nachgewiesen werden konnten (u.a. ENGEL 2001a, c; WILLE 1977; ZEUNER & MANNING 1976).

Auffälligstes Merkmal sind die modifizierten Hinterbeine der weiblichen Bienen der nicht parasitischen Taxa. Um den Blütenstaub ohne Verluste ins Nest tragen zu können, haben sie auf der Außenseite der Metatibia eine sogenannte Corbicula (Körbchen) entwickelt. Der Metabasitarsus ist zu einer Art Bürste verbreitert, mit deren Hilfe der Pollen vom behaarten Körper auf die Hinterbeine gestreift wird. Der Pollenkamm (Rastellum) des gegenüber-sitzenden Beines schiebt dann jeweils die Pollen höher in die Corbicula. Besonders deutlich ist eine solche Modifikation der Hinterbeine bei den **"corbiculaten Apinae"** zu finden, denen die **"nicht corbiculaten Apinae"** gegenübergestellt werden (MICHERNER 1944; ROIG-ALSINA & MICHERNER 1993). Innerhalb der corbiculaten Apinae können vier rezente Tribus (Euglossini, Bombini, Apini, Meliponini) und drei, bislang nur fossil bekannte Tribus (†Electrobombini, †Electrapini, †Melikertini), unterschieden werden (Abb. 84). Alle fossilen Angehörigen der Apidae aus dem Eckfelder Maar können in den Tribus †Electrapini gestellt werden (WAPPLER & ENGEL im Druck). Eine Übersicht der Fossilnachweise der einzelnen Tribus lieferte ENGEL (2001a: 87).

Der älteste Nachweis einer Biene stammt bislang aus dem kretazischen Bernstein von New Jersey (MICHERNER & GRIMALDI 1988a, b; ENGEL 2000a). Jedoch ist das absolute Alter des Bernsteins nicht eindeutig geklärt. Er wird aber auf ein Alter von 65-70 Ma (Maastrichtium) geschätzt (GRIMALDI et al.

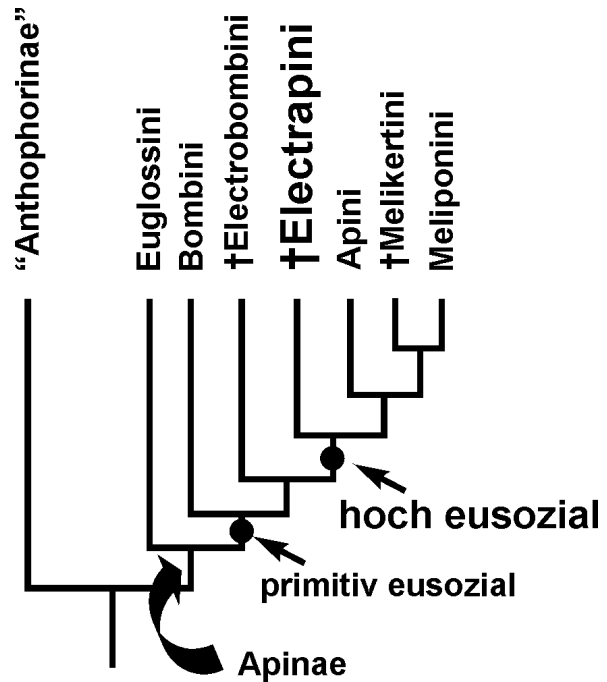


Abb. 84: Phylogenetische Beziehungen innerhalb der corbiculaten Bienen (verändert nach ENGEL 2001a).

2000). Erstaunlicherweise kann der Fund dem bereits hoch eusozialen Tribus Meliponini (Apidae: Apinae) zugeordnet werden. Bei *Cretotrigonia prisca* (MICHERNER & GRIMALDI) handelt es sich eindeutig um ein Weibchen der Arbeiter-Kaste (ENGEL 2000a) und ist damit der älteste Nachweis für ein eusoziales Verhalten innerhalb der Apoidea (MICHERNER & GRIMALDI 1988b).

Die Funde von unterkretazischen Bienen (u.a. HONG 1984; HONG & MIAO 1992) konnten nicht bestätigt werden. Vielmehr handelt es sich bei *Palaeapis beiboziensis* um einen Angehörigen sphecoformer Wespen (DARLING & SHARKEY 1990). Bei der von CARROLL (1962) beschriebenen Biene, ist erhaltungsbedingt, schon die Zuordnung zu den Aculeata fraglich. So bleibt vorerst *C. prisca* der älteste Bienenfund.

Protobombus pristinus WAPPLER & ENGEL n. sp.
(Apidae: Apinae: Electrapini)
(Taf. 16, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_2000/863 a+b, LS (Holotyp, Arbeiterin), PE_1992/260 a+b, LS (Paratyp, Arbeiterin).

Beschreibung: Das Exemplar ist nahezu vollständig erhalten. Lediglich distale Bereiche der Flügel fehlen. Der gesamte Körper ist mit Pyrit überzogen. Das Pterostigma ist sehr klein (ähnlich

wie bei *P. hirsutus*). Mikrotrichen sind vereinzelt auf der Flügelmembran erhalten. Die Außenseite der Metatibia zeigt nur eine einfache Behaarung, die basal etwas dichter wird. Die Innenseite ("keirotrichiate field") wird von einem Bereich dichter Behaarung eingenommen. Das Rastellum (Pollenkamm) und die Aurikel sind vorhanden. Der Metabasisarsus ist etwas länger als breit (typisch für Angehörige der Gattung *Protobombus*) und auf der Innenseite sitzen mehrere parallel verlaufende Borstenreihen.

Bemerkungen: Auffälligstes Merkmal von *P. pristinus* ist vor allem die Behaarung um die Corbícula, die für die Gattung untypisch, lediglich aus einfachen, langen Haaren besteht, die basal etwas dichter stehen. Vom Flügelgeäder her bestehen große Ähnlichkeiten zu *P. hirsutus*.

Electrapis prolata WAPPLER & ENGEL n. sp.
(Apidae: Apinae: Electrapini)
(Abb. 85, Taf. 16, Fig. b, c)

Untersuchtes Material: PE_2000/847, LS (Holotyp, Arbeiterin), PE_2000/848 a+b, LS (Paratyp, Arbeiterin).

Beschreibung: Das Tier ist dorsoventral eingebettet. Die Hinterbeine liegen parallel zum Metasoma. Die Vorderbeine liegen seitlich vom Körper gestreckt. Die Querader cu-a verläuft distal ein wenig sigmoidal. Die Querader 2m-cu endet in der Mitte der dritten Submarginal-Zelle (SM) und liegt damit basaler als 2rs-m. Die erste SM ist klein und deutlich trapezoidal. Die dritte SM ist extrem verlängert, und ihre untere Begrenzung ist ca. dreimal so lang wie ihre obere Begrenzung. Das Pterostigma ist reduziert. Die Außenseite der Metatibia ist mit langen Haaren besetzt, die aber nicht sehr dicht stehen. Auf der Innenseite ist das "keirotrichiate field" deutlich durch einen kahlen Bereich vom lateralen Rand getrennt. Der Metabasisarsus ist ungefähr zweimal so lang wie breit und zeigt auf der Innenseite mehrere parallele Reihen langer Borsten.

Bemerkungen: *E. prolata* zeigt große Übereinstimmung mit *E. electrapoides* und *E. meliponoides*, besonders im Bau der Metatibia und der Reduktion des Pterostigmas. Auffälligstes Merkmal ist jedoch die extrem verlängerte dritte SM, die ein wenig an die Flügeladerung der Gattung *Apis* erinnert. Hierbei handelt es sich aber nicht um eine homologe Entwicklung, da bei *E. prolata* die Ver-

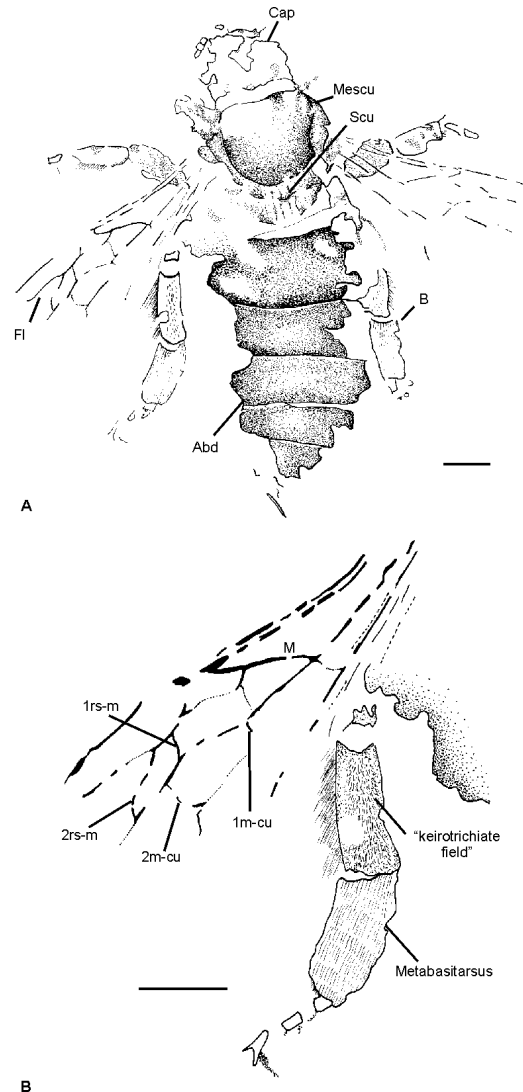


Abb. 85: *Electrapis prolata* WAPPLER & ENGEL n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar (PE_2000/847, LS, Holotyp); A: Gesamthabitus; B: Detail des Metabasisarsus und Flügels; M = 1 mm.

längerung vornehmlich durch die starke sigmoidale Krümmung von 2rs-m verursacht wird. Zudem unterscheiden sich die oberen und unteren Abschnitte der dritten SM deutlich in ihrer Länge. Bei *Apis* hingegen ist die gesamte dritte Zelle entlang einer schrägen Achse verlängert. Die obere und untere Grenze haben ungefähr die gleiche Länge. Die Queradern 1rs-m und 2rs-m verlaufen nahezu parallel.

Electrapis micheneri WAPPLER & ENGEL n. sp.
(Apidae: Apinae: Electrapini)
(Abb. 86)

Untersuchtes Material: PE_2000/852 a+b, LS (Holotyp, Arbeiterin).

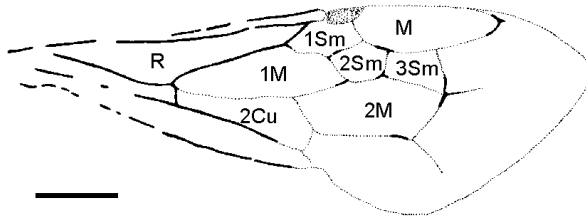


Abb. 86: *Electrapis micheneri* WAPPLER & ENGEL n. sp.; Vorderflügel (PE_2000/852 a+b, LS, Holotyp); M = 1 mm.

Beschreibung: Das Exemplar ist dorsal eingebettet und stellenweise von Pyrit bedeckt. Der rechte Vorderflügel ist schräg nach vorne gerichtet. Die Flügeladerung ist ähnlich wie bei *E. krishnorum* (siehe ENGEL 2001a). Das Pterostigma ist länglich-oval im Umriss und reicht weit in die Marginal-Zelle hinein. Die Querader 1m-cu endet ungefähr in der Mitte auf der zweiten SM. Die Queradern 1rs-m und 2m-cu enden etwa im gleichen Punkt. Dritte SM ist groß und annähernd quadratisch im Umriss. Die Querader 2rs-m verläuft gerade. Das Metasoma ist mit vereinzelt Haaren besetzt. Die Außenseite der Metatibia zeigt einfache, lange und nicht sehr dicht stehenden Härchen.

Bemerkungen: Die dunkle Flügelmenbran, die besonders im zentralen Flügelbereich dicht mit Mikrotrichien besetzt ist, ist das auffälligste Merkmal von *E. micheneri*. Die Fusion der Queradern 2rs-m und 2m-cu am Ende der dritten SM, sowie die Härchen auf dem Metasoma, sind in ähnlicher Weise auch bei *E. krishnorum* ausgebildet.

Electrapis electrapoides (LUTZ, 1993)

(Apidae: Apinae: Electrapini)

(Abb. 87, Taf. 16, Fig. d)

Untersuchtes Material: PE_1992/614, LS (Holotyp, Arbeiterin), PE_1997/20, LS (Arbeiterin), PE_2000/850, LS (Arbeiterin).

Beschreibung: siehe (LUTZ 1993A; WAPPLER & ENGEL 2002).

Bemerkungen: Die Ausbildung des Pterostigmas ist bei *E. electrapoides*, *E. meliponoides* und *E. prolata* sehr ähnlich, da es bei allen drei Formen stark reduziert ist (ein Merkmal, das bei größeren Bienen häufig zu finden ist). Jedoch kann *E. electrapoides* aufgrund seiner geringen Größe von allen anderen Arten der Gattung *Electrapis* unterschieden

werden. Das mögliche Schwestertaxon, *E. krishnorum*, unterscheidet sich durch den Verlauf der Querader 1m-cu. Sie endet hier deutlich näher an der Einmündung der Querader 1rs-m in die erste SM. Ferner ist bei *E. electrapoides* auf der Innenseite der Metatibia das "keirottrichiate field" deutlich durch einen glatten, unbehaarten Bereich vom Rest der Metatibia zu unterscheiden (ähnlich *E. prolata*).

Biologie, Paläoökologie und Entwicklung der Bienenfauna im Paläogen

Über die Biologie der Angehörigen der Electrapini aus dem Eckfelder Maar und dem im Alter vergleichbaren Baltischen Bernstein, kann nur spekuliert werden. Jedoch zeigen die Fossilien, es handelt sich hier ausnahmslos um Arbeiterinnen corbiculater Tribus, Merkmale, die auf ein stark abgeleitetes eusoziales Verhalten hindeuten (Corbicula, Modifikation des Metabasitarsus, Rastellum) (ENGEL 2001a; WAPPLER & ENGEL im Druck). Ihre intermediäre systematische Stellung, zwischen den Bombini und Apini + Meliponini, macht ein ähnliches Sozialverhalten sehr wahrscheinlich. Angehörige dieser Tribus tragen den gesammelten Pollen auf der Außenseite der Hinterbeine, im der sogenannten Corbicula in ihre Nester zurück (MICHENER et al. 1978). Dichtstehende Haare auf der Innenseite des Metabasitarsus sind meist charakteristisch für Arten, die vornehmlich kleinere Pollenkörner sammeln (oligolektisch?). Jedoch ist anzunehmen, dass die Eckfelder Exemplare das jeweilige Blütenangebot vielfältig genutzt haben, da fast alle sozial lebenden Bienen polylektisch sind (MICHENER 2000). Die Tatsache, dass die "primitivsten" Angehörigen der meisten Bienenfamilien oligolektisch sind, ist ein weiterer Hinweis darauf, dass die Polylektie bei Bienen möglicherweise als abgeleiteter Zustand angesehen werden kann (MÜLLER 1996). LUTZ (1993a) konnte für den Holotypus von *E. electrapoides* nur einen Pollen einer Pflanzenart im Basitarsus nachweisen. Es handelt sich um den Pollen der Gattung *Tricolporopollenites*. Jedoch ist kein eindeutiger Hinweis auf ein oligolektisches Verhalten, sondern muss vielmehr als eine mögliche Blütestetigkeit gewertet werden, die ein kurzfristig erlerntes Verhalten eines Individuums widerspiegelt, das vermutlich zeitlich begrenzt nur eine besonders lohnende Pflanzenart besuchte. Andere morphologische Strukturen, die für die Pollenaufnahme genutzt werden könnten, wie z.B. eine Gesichtsbehaarung (bei einigen Colletidae, Andrenidae, Halictidae) oder Haarbürsten auf der Unterseite des Metasomas (bei einigen Megachilidae), sind bei den Electrapini nicht ausgebildet.

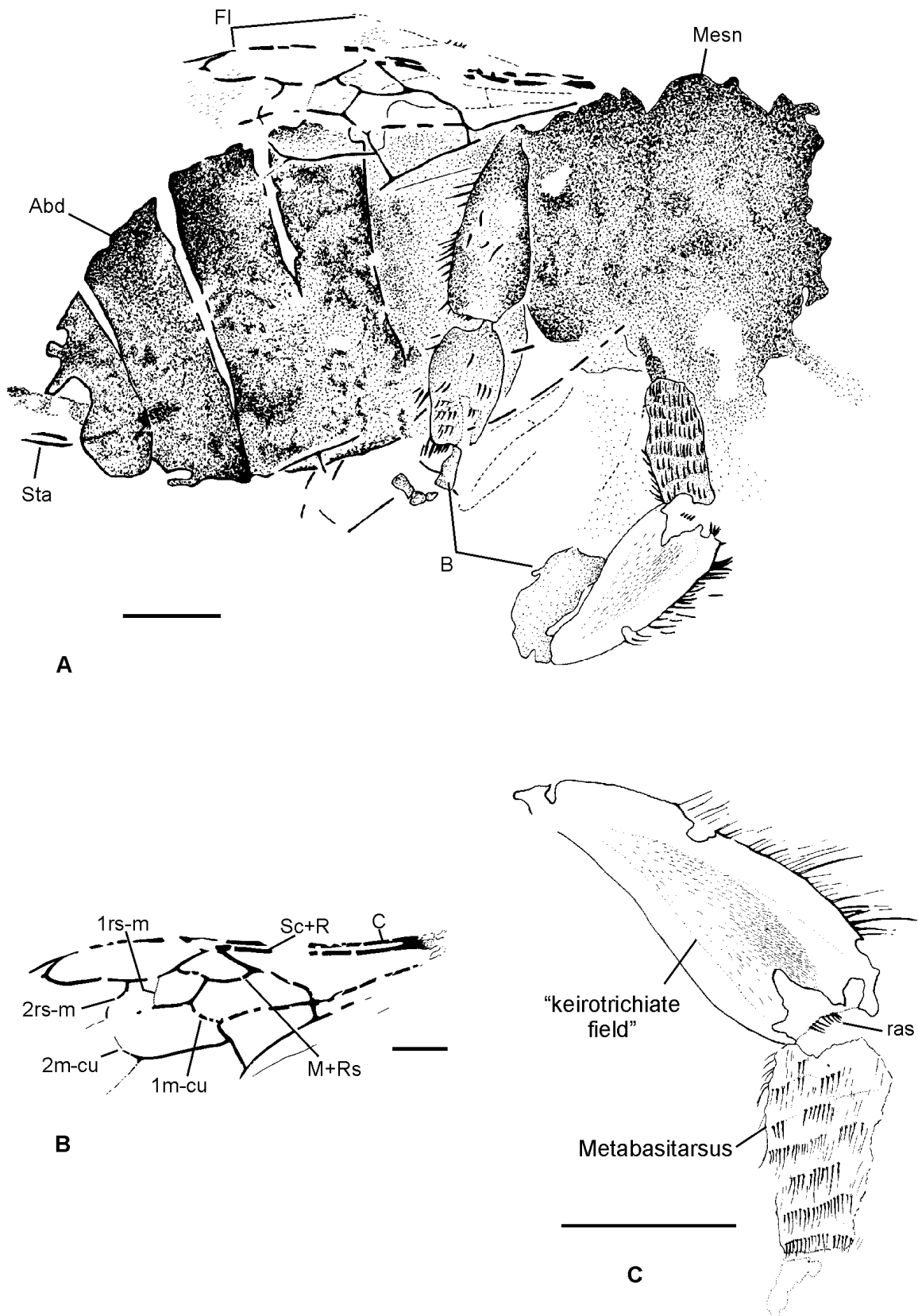


Abb. 87: *Electrapis electrapoides* (LUTZ, 1993); vollständig erhaltenes Exemplar (PE_1992/614, LS, Holotyp); A: Gesamthabitus; B: Vorderflügel; C: Metabasitarsus; M = 1 mm.

Die **eoazäne Bienenfauna** und vermutlich auch jene älterer Zeitabschnitte des Tertiärs und späten Mesozoikums, unterschied sich deutlich von der heutigen. Während des Paleozän und Eozän dominierten Angehörige heute ausgestorbener Tribus und Familien der Langzungenbienen (ENGEL 2001a, b; WAPPLER & ENGEL im Druck; ZEUNER & MANNING 1976). Angehörige moderner Gruppierungen der Kurzzungenbienen, wie z.B. Halictidae, Melittidae, Colletidae, treten zahlenmäßig stark zurück (ENGEL 2000c, 2001a, c). Mit Beginn des Oligozän änderte sich die Zusammensetzung der Bienenfauna deutlich und es traten Tribus, Unterfamilien und Familien in Erscheinung, die vor allem die heutigen Faunenzusammensetzung dominieren (LUTZ 1996; NEL et al. 1999b; WEDMANN 2000). Zahlreiche Fossilfunde aus dieser Zeit belegen diesen Wandel [z.B. Oligozän: Rott, Céreste, Aix-en-Provence, Enspel; Miozän: Randecker Maar, Iki Island (Japan), Shanwang (China), Catania (Italien), Dominikanischer Bernstein], der möglicherweise mit einer "zweiten Radiation" der Apiformes gleichzusetzen ist. Lediglich innerhalb der hoch eusozialen Tribus, die auf die corbiculaten Apinae beschränkt sind, hat die Diversität merklich abgenommen, da am Ende des Eozän zwei der vormals vier Tribus ausgestorben sind (siehe Abb. 84). Diese Änderung ist vermutlich auf eine allmähliche Klimaänderung am Ende des Eozän zurückzuführen (CROWLEY & NORTH 1991; MAI 1995). Diese wiederum wirkte sich vermutlich auch auf das Blütenangebot aus, was besonders einen Einfluss auf die Sammeltätigkeit oligolektischer Arten hat, die nur ein beschränktes Blütenspektrum nutzen können. Freilich bleibt die Aussage über das Spektrum der beim Nektarerwerb besuchten Pflanzen vorerst rein spekulativ. Ein anderer Faktor der Klimaveränderung und der damit verbundenen Ausbreitung anderer Arten ist ein erhöhter Konkurrenzdruck, der bei Angehörigen der Gattung *Apis* sehr hoch ist (SUDGEN et al. 1996).

Die Diversität der Bienenfauna des Eckfelder Maeres ist sehr hoch und besteht nur aus Angehörigen corbiculater Tribus. Damit zeigen sich deutliche geographische Beziehungen zu Faunen aus Afrika (Regionen südlich der Sahara) und Südostasien. Die Bienenfaunen anderer eoziöner Fundstellen, wie z.B. von Messel oder dem Baltischen Bernstein, zeigen ähnliche Verbreitungs- und Diversitätsmuster (ENGEL 2001a; WAPPLER & ENGEL 2002, WAPPLER & ENGEL im Druck), die auch von anderen Tiergruppen bekannt sind (vgl. BÖHME & WEITSCHAT 1998; LARSSON 1978).

Evolution der Apiformes - ein kurzer Überblick

Bienen sind eine abgeleitete, monophyletische Gruppe innerhalb der Apoidea, die als Schwestergruppe aus einer der Teilgruppen der "Spheciformes" hervorgegangen sind (ALEXANDER 1992a; ALEXANDER & MICHENER 1995; BROTHERS 1975). Die Apiformes sind mit ca. 20000 rezenten Arten heute nahezu weltweit verbreitet (ENGEL 2000b; MICHENER 2000). Ihre tatsächliche Anzahl dürfte aber weit höher liegen. Angehörige der corbiculaten Apinae umfassen ca. 380 Arten (MICHENER 2000). Aus ökologischer Sicht spielen die Apiformes, neben den Lepidoptera, Diptera und einigen Coleoptera, bei der Bestäubung von Pflanzen eine gewichtige Rolle (FRANKIE et al. 1990).

Wann hat nun die Aufspaltung der Apiformes von den "Spheciformes" stattgefunden?

Zieht man eine enge Co-Evolution mit den Blütenpflanzen in Betracht, so können die ersten Bienen nicht vor Beginn der Kreide entstanden sein, da die erste Angiospermen fossil erst in der Unter-Kreide auftreten (CRANE et al. 1995; CREPT 1996). Sie können auch nicht vor den ersten "Spheciformes" entstanden sein, da diese als ihre Schwestergruppe auch erst in der Unter-Kreide auftreten. Ihre Entstehung muss deshalb irgendwann zwischen **125-90 Ma** stattgefunden haben und korrespondiert damit sehr gut mit der Entwicklung und Radiation der Blütenpflanzen. Wie bereits oben erwähnt, stammen die ältesten Fossilnachweise von Bienen aus der Ober-Kreide (Maastrichtium). Da diese bereits den hoch eusozialen Meliponini angehören, muss die Entwicklung der meisten Familien und vielleicht auch schon mancher Unterfamilien, bereits zu diesem Zeitpunkt abgeschlossen gewesen sein. In dieser kurzen Zeitspanne von ca. 30 Ma hat sich in der Physiognomie und im Sozialverhalten der Bienen eine große Veränderung vollzogen. Wichtigste Veränderungen sind vor allem:

• Umstellung von tierischem Protein nach Pollen als Nahrung für die Larven

Die Larven der "Spheciformes" sind ohne Ausnahme carnivor. Die Imagines hingegen beziehen z.T. auch Nektar mit in ihr Nahrungsspektrum ein. Die Apiformes dagegen ernähren sich von Blütenprodukten (Nektar und Pollen) und decken hierüber ihren Energie- und Eiweißbedarf. Eine Ausnahme bildet hier lediglich eine kleine Gruppe der Meliponini (3 Arten der Gattung *Trigonia*), die Aas für ihre Larven in die Nester tragen (CAMARGO & ROUBIK 1991; MICHENER 2000). Inwiefern die Aufgabe der räuberischen Lebensweise mit der Entwicklung der Angiospermen zusammenhängt oder die Radiation

der Blütenpflanzen dadurch vielleicht beschleunigt wurde, lässt sich nicht klären. Vieles spricht aber für eine enge gegenseitige Beeinflussung.

Ein weiterer Grund für die Umstellung des Nahrungsspektrums mag auch mit der Entwicklung immer komplexerer Sozialstrukturen zusammenhängen. Für Staatenverbände von mehreren tausend Individuen sind große Mengen Nahrung erforderlich. Diese kann in der Regel in ausreichendem Maße nur von Blütenpflanzen in Form von Pollen, Nektar und Ölen bereitgestellt werden.

• Umstellungen und Variationen im Nestbau

Die meisten Angehörigen der Apiformes legen selbstgegrabene Nester im Erdboden an. Am zweithäufigsten ist eine schmarotzende Lebensweise, bei der keine Nester angelegt werden. Nur in den wenigsten Tribus werden Nester aus Wachszellen gefertigt (Bombini und Apini) (MICHENER 2000). Die selbstgegrabenen Nester im Erdboden sind möglicherweise eine ursprüngliche Verhaltensweisen, die noch von den gemeinsamen Vorfahren der "Speciiformes" + Apiformes übernommen wurden. Indirekt belegen Spurenfossilien, wie *Uruguay auronormae* aus der Ober-Kreide, die Strukturen von Nestaggregationen zeigen, die Aktivitäten von Bienen (GENISE & BOWN 1996; ELLIOT & NATIONS 1998). Vergleichbare Nester finden sich heute z.B. bei den Halictidae (Apiformes) (ENGEL 2000c). Eine Gruppe, die sehr ursprüngliche Angehörigen der Apiformes beinhaltet.

Es sei hier noch angemerkt, dass es für Nester aus jurassischen und triassischen Ablagerungen Nord Amerikas, wie sie von HASIOTIS & DEMKO (1996) gemeldet wurden, keine eindeutigen Hinweise gibt. Für die Electrapini konnten Modifikationen an den Sterniten, die sogenannten Wachsdriisen oder der Wachsspiegel, bislang nicht nachgewiesen werden. Solche Drüsen sind typisch für Angehörige sozialer Apinae. Anders sieht dies für die oligozänen Angehörigen der Gattung *Apis* aus (ARMBRUSTER 1938; WEDMANN 2000). Jedoch scheinen morphologische Merkmale des Metabasitarsus und des Rastellums, die vergleichbar mit denen der Apini zu sein scheinen, auf eine Wachsproduktion und damit auf ein ähnliches Nestbauverhalten der †Electrapini hinzuweisen.

• Entwicklung des Sozialverhalten (von solitär zu hoch eusozial)?

Eine hoch eusoziale Organisation findet sich bislang nur innerhalb der Apini und Meliponini und ist für die beiden ausgestorbenen Tribus †Electrapini und †Melikertini wahrscheinlich. Vergleichbar ist die-

ses Verhalten mit dem von Ameisen, Faltenwespen, Termiten und auch Blattläusen. Die überwiegende Anzahl der Apiformes lebt jedoch solitär. Die Entstehung der Eusozialität wurde in den letzten Jahren kontrovers diskutiert. Dabei stand vor allem im Vordergrund, ob sich dieses Verhalten mehrmals innerhalb der Apiformes entwickelt hat. Molekulare Untersuchungen favorisieren eine mehrmals konvergente Entwicklung der Eusozialität ((Euglossini + Apini) + (Meliponini + Bombini)) (u.a. CAMERON 1993). Morphologische Details hingegen, die auch bei Fossilien ausgeprägt sind, stützen die traditionellen phylogenetischen Beziehungen innerhalb der hoch eusozialen corbiculaten Bienen (Euglossini + (Bombini + (Apini + Meliponini))) und widersprechen damit den molekularen Daten (SCHULTZ et al. 1999, 2001). Die Eusozialität hat sich vermutlich über Stufen zunehmend komplizierter Vergesellschaftungen entwickelt.

• Von Kurzzungenbienen (S-T) zu Langzungenbienen (L-T)?

Parallel zur Phylogenie der Angiospermen mit ihrem Nahrungsangebot für Tiere erfolgte auch die Entfaltung der Insekten und damit auch speziell die Umformung ihrer Mundwerkzeuge. So können manche Blüten nur von bestimmten Insekten bestäubt werden.

Die Tatsache, dass auch hier die primitivsten Bienenfamilien (Colletidae, Halictidae, Andrenidae usw.) den Kurzzungenbienen angehören, ist möglicherweise ein weiterer Hinweis darauf, dass die Langzungenbienen unter den Apiformes als abgeleitetes Taxon anzusehen sind.

• Modifikationen der Körperbehaarung (Pollen-transport)?

Ein wichtiges Merkmal, das die Bienen von den Wespen unterscheidet, ist ihre extreme Körperbehaarung. Besonders Modifikationen an den Hinterbeinen sind bei den Bienen stark ausgeprägt. Wie häufig zu beobachten ist, wird die Körperbehaarung überwiegend beim Einsammeln und Transport von Pollen genutzt. Während der möglichen Entstehungszeit der Bienen in der Unter-Kreide war das Klima möglicherweise etwas arider als heute (CROWLEY & NORTH 1991). Primär könnten deshalb diese Modifikationen in der Körperbehaarung zum Wassertransport und/oder der Thermoregulation gedient haben (MICHENER 2000).

14.1.3 Vespoidea (Faltenwespen)

Die Vespoidea sind vom Habitus her eine sehr einheitliche Gruppe. Jedoch unterscheiden sich die ein-

zelen Familien deutlich im Verhalten voneinander (BROTHERS & FINNAMORE 1993). Überwiegend handelt es sich bei ihnen um solitär oder gar parasitisch lebende Tiere. Nichtsdestotrotz haben sich innerhalb der Vespoidea auch Gruppen, wie die Formicidae und Vespidae, mit einer hohen Eusozialität entwickelt. Auffälligstes diagnostisches Merkmal der Vespoidea ist die Form der postlateralen Bereiche des Pronotums, die nahe an die Tegulae reichen. Die Vorderflügel werden in der Ruhe flach nach hinten gelegt und längsgefaltet. Ähnliche Faltungen des Flügels sind vermutlich konvergent auch bei anderen Gruppen der Hymenoptera entwickelt worden (u.a. Apoidea, Chalcidoidea) (KÖNIGSMANN 1978b).

Im Eckfelder Material dominieren vor allem Angehörige der Formicidae, die mit mindesten fünf Unter-Familien (Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae und †Formiciinae) vertreten sind. Dabei treten die bislang nur auf das Eozän beschränkten Riesenameisen (†Formiciinae) mit insgesamt 77 Funden in den Vordergrund. Ansonsten ist die Diversität der Vespoidea innerhalb des Eckfelder Materials sehr gering, was womöglich auf taphonomische Ursachen zurückzuführen ist, da z.B. die Apoidea mit einer Vielzahl von verschiedenen Taxa nachzuweisen sind.

Betrachtet man den Fossilbericht der Vespoidea, so handelt es sich um eine alte Gruppe, die bereits seit der Unter-Kreide nachweisbar ist (CARPENTER & RASNITSYN 1990; KÖNIGSMANN 1978b; RASNITSYN & QUICKE 2002; ROSS & JARZEMBOWSKI 1993).

14.1.3.1 Pompilidae (Wegwespen) ?

Pompiliden sind mit ca. 4000 Arten weltweit verbreitet, besonders aber in tropischen und subtropischen Gebieten (MCGAVIN 2000). Alle Angehörigen dieser Gruppe sind solitär lebend. Die erwachsenen Tiere ernähren sich vornehmlich von Blütennektar, wohingegen sie für ihre Brut Spinnen erbeuten ("spider-hunting" wasps), die teilweise das doppelte ihrer eigenen Körperlänge erreichen können. Im Habitus und Verhalten stehen sie damit den Sphecidae s.l. sehr nahe, unterscheiden sich aber vor allem durch das Vorhandensein von Parapenikalkanten und ein möglicherweise verborgenes achtes Abdominalsegment von anderen Gruppen und weisen die Pompilidae als ein sicheres Monophylum aus (KÖNIGSMANN 1978b).

Fossil lassen sich Pompiliden bis in die Unter-Kreide zurückverfolgen (KÖNIGSMANN 1978b). Jedoch sind diese Funde so schlecht erhalten, dass eine sichere Zuordnung nicht erfolgen kann. Funde aus

dem der Fur- und Ølst-Formation und dem Baltischen Bernstein belegen zumindest eine sichere Existenz seit dem Tertiär (WEITSCHAT & WICHARD 1998; RUST 1999).

Untersuchtes Material: PE_1990/1034 a+b, LS.

Beschreibung: Beim vorliegenden Exemplar ist das **Metasoma** gut erhalten. Auffällig sind hier besonders die kräftigen Borstenkämme (Setae) am Ende der einzelnen Segmentgrenzen. Die meisten **Beine** sind nur fragmentarisch erhalten. Die Coxae scheinen aber stark vergrößert zu sein. Der Femur ist ebenfalls kräftig entwickelt. Die Tibia ist mit zwei auffällig großen Enddornen versehen. Die nachfolgenden Tarsalglieder sind nur unvollständig überliefert, aber mit zahlreichen kleinen Dornen besetzt (Abb. 88). Das Mesosoma und der Kopf sind schlecht erhalten. Die **Flügel** sind nicht komplett erhalten, aber das Geäder lässt sich zumindest rekonstruieren. Die Basalader (M) ist apikal leicht geschwungen und läuft mit der Querader cu-a zusammen. Die erste Submarginalzelle ist ungefähr so groß wie die zwei nachfolgenden Zellen. Die Querader 1m-cu ist mit 1rs-m confluent, wie dies auch bei den Gattungen *Pompilus*, *Hemipepsis* und *Priocnemis* zu finden ist. Cu1 ist nahe der Basis zu Cu

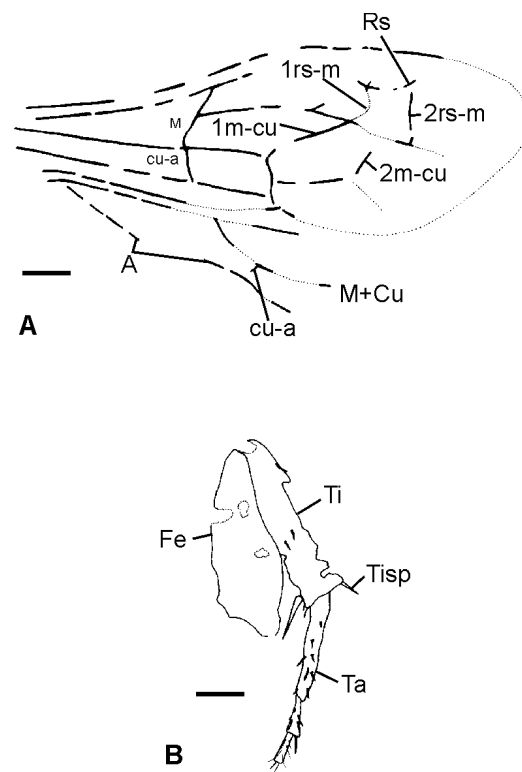


Abb. 88: Pompilidae indet. (PE_1990/1034 a+b, LS); A: vollständig erhaltener Flügel; B: Hinterbein; M = 1 mm.

gerade verlaufend und die Querader 2m-cu endet ungefähr in der Mitte der dritten Submarginalzelle.

Bemerkungen: Dass es sich bei diesem Exemplar um einen Angehörigen der Überfamilie Vespoidea handelt, wird vor allem durch den Habitus des Metasoma und die relativ vollständige Flügeladerung (1rs-m, 2rs-m und 2m-cu vorhanden) bestätigt. Jedoch kann eine genauere Familienbestimmung nur unter Vorbehalt erfolgen.

Die auffällige Beborstung des Metasomas mit kräftigen Setae an den einzelnen Segmentgrenzen ist in dieser Form besonders bei den Mutillidae und Scoliididae ausgebildet. Jedoch ist bei diesen Familien das Flügelgeäder in den meisten Fällen reduziert und die Queradern 2rs-m und 2m-cu fehlen (KÖNIGSMANN 1978b). Die wenigen diagnostischen Merkmale, wie die "vollständige" Flügeladerung, die relativ großen Coxae und die stark bedornen Beine lassen jedoch eine Zuordnung zu den **Pompilidae** als wahrscheinlich erscheinen. Strukturen, die vor allem am Mesofemur und an den Tarsomeren zu beobachten sind und eine genauere Unterfamilienbestimmung zuließen, sind beim Eckfelder Exemplar nicht überliefert. Die einfache zweite Medialzelle, d.h. die basal gerade verlaufende Cu1, könnte für eine Zugehörigkeit zu den Pepsinae sprechen (BROTHERS & FINNAMORE 1993: Merkmal 1f), was aber weitere und komplettere Funde voraussetzt.

14.1.3.2 Formicidae (Ameisen)

Die Formicidae sind eine äußerst erfolgreiche Gruppe innerhalb der eusozialen Insekten. Insgesamt umfassen sie bislang weit über 12000 beschriebene Arten in 16 Unter-Familien (HÖLDOBLER & WILSON 1990). Damit übertreffen sie alle anderen eusozialen Insekten [Isoptera, Meliponini, Apini, Vespinae (part.), Polistinae (part.)] deutlich an Diversität und auch an Biomasse (GRIMALDI & AGOSTI 2000). Ihre Monophylie ist durch eine Vielzahl von Synapomorphien belegt (KÖNIGSMANN 1978b; BROTHERS & CARPENTER 1993). Jedoch bestehen z.T. gegensätzliche Meinungen über die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Teilgruppen innerhalb der Formicidae (u.a. BARONI URBANI et al. 1992; GRIMALDI et al. 1997). Dies bezieht sich vor allem auch auf die meisten fossil erhaltenen Taxa, da hier viele der konstitutiven und diagnostischen Merkmale, wie z.B. die Metapleural-Drüse oder die Acidopore bei Angehörigen der Formicinae, nicht sichtbar sind. Ausgenommen hiervon sind aber eine Vielzahl von Bernstein-Fossilien, wie spektakuläre Funde aus den letzten Jahren gezeigt haben (u.a.

AGOSTI et al. 1997; GRIMALDI et al. 1997; DLUSSKY 1999; GRIMALDI & AGOSTI 2000).

Die bislang ältesten, zweifelsfreien Angehörigen der Formicidae stammen aus der untersten Oberkreide von New Jersey (GRIMALDI et al. 2000). Eine ausführliche Diskussion über ihre Stellung zu den Formicidae und deren vermutliche Schwestergruppe, den Armaniidae, findet sich bei GRIMALDI et al. (1997) und RUST & ANDERSEN (1999). Neue Funde, auch von Angehörigen rezenter Teilgruppen der Formicidae, belegen, dass die basale Aufspaltung der Formicidae ca. 10-20 Ma früher stattgefunden haben muss, als bislang angenommen wurde (GRIMALDI & AGOSTI 2000). Damit würde das Auftreten erster Formiciden in die oberste Unter-Kreide fallen. Erstaunlicherweise handelt es sich bei den bislang ältesten Angehörigen fast ausschließlich um Taxa, die phylogenetisch hochentwickelten Gruppen angehören. Hingegen sind Angehörige der Myrmicinae + Pseudomyrmecinae oder Myrmeciinae + Nothomyrmecinae, die zu den basalsten Taxa zählen, bislang nur aus dem Eozän (Baltischer Bernstein) bekannt. Ein Umstand, der auch von Angehörigen der Apinae, bekannt ist (u.a. ENGEL 2000a).

Dies könnte einerseits mit der geringen Dominanz der Formicidae zusammenhängen. Wie aus den exemplarisch aufgelisteten Insekten-Taphozöosen zu sehen ist, steigt der prozentuale Anteil von Angehörigen der Formicidae mit Beginn des Eozäns sprunghaft an (siehe Tab. 5). Andererseits ist das Erhaltungspotential von Formiciden, besonders der Arbeiter, nicht besonders gut und die Anzahl potentieller Ameisen-Fundstellen aus dem Grenzbereich Kreide/Tertiär und früherer Zeitabschnitte ist nur gering und beschränkt sich vornehmlich auf Bernsteinvorkommen, was die mögliche Überlieferung der basalen Taxa der Formicidae einschränkt.

Aus Eckfeld liegen bislang 180 Ameisenresten und nur wenige vollständige Exemplare vor. Dabei ist der Anteil von Angehörigen der †Formiciinae mit ~43 % besonders hoch. Insgesamt ließen sich Taxa aus fünf Unter-Familien unterscheiden. Da nicht an allen Fossilien Reste der Vorderflügel erkennbar sind, war eine genaue taxonomische Einordnung nicht in allen Fällen möglich. Selbst bei erhaltenen Flügeln ist eine genaue systematische Zuordnung nicht immer möglich, da selbst in stark abgeleiteten Taxa eine plesiomorphe Flügeladerung, die nur wenige Reduktionen zeigt, weit verbreitet ist (u.a. BROWN & NUTTING 1950).

Biostratonomie: Der hohe Anteil isolierter Flügel (s.u.) bestätigt die Beobachtungen aus anderen

Tab. 5: Prozentualer Anteil von Angehörigen der Formicidae in ausgewählten kretazischen und tertiärzeitlichen Fossilfundstellen (verändert nach GRIMALDI & AGOSTI 2000)

Lokalität	Alter	prozentualer Anteil der Ameisen	Referenz
Dominikanischer Bernstein	Miozän	40 % Hymenoptera	RASNITSYN & KULICKA (1990)
Enspel	Oligozän	47 % Hymenoptera	WEDMANN (2000)
Florissant	oberes Eozän	20 % aller Insekten	CARPENTER (1930)
Baltischer Bernstein	Eozän	30-80 % Hymenoptera	RASNITSYN & KULICKA (1990)
Wyoming, Green River	Eozän	17 % Hymenoptera	DLUSSKY & RASNITSYN (1999)
Eckfelder Maar	Eozän	81,1 % Hymenoptera	diese Arbeit
Messel	Eozän	87 % Hymenoptera	LUTZ (1990)
Fur- und Ølst-Formation	Paleozän - Eozän	27 % Hymenoptera	RUST (1999)
Sakhalin-Bernstein	Paleozän ?	1,2 % aller Insekten	DLUSSKY (1988)
Kanadischer Bernstein	Campan	0,002 % aller Insekten	GRIMALDI & AGOSTI (2000)
Sibirischer Bernstein	Santon	0,001 % aller Insekten	DLUSSKY (1975)
New Jersey Bernstein	Turon	0,05 % aller Insekten	GRIMALDI et al. (2000)
Burmesischer Bernstein	Cenoman - Turon	0,4 % aller Insekten	RASNITSYN & ROSS (2000)

Insekten-Taphozöosen (u.a. LUTZ 1990; RUST 1998, 1999; WEDMANN 2000). Es sind nämlich vor allem die Geschlechtstiere, die während ihres Hochzeitsfluges in die Gewässer gelangten. Zudem lösen sich bei ihnen die Flügel sehr schnell während des postmortalen Zerfallsprozesses ab (RUST 1998), so dass es sich bei den ungeflügelten Tieren nicht unbedingt um Angehörige der Arbeiterkaste handeln muss. Das vermutlich bislang völlige Fehlen von Arbeiterkasten ist offenbar auch verhaltensbiologisch bedingt, denn von einigen Ameisen-Taxa ist bekannt, dass Arbeiterinnen, die auf freie Wasserflächen gelangten, diese auch kurzzeitig laufend überqueren konnten. Geflügelten Geschlechtstieren ist dies in den meisten Fällen nicht möglich, weshalb sie in den Taphozöosen überdurchschnittlich repräsentiert sind (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; MARTÍNEZ-DELCLÒS & MARTINELL 1993).

Die näher bestimmbaren Reste verteilen sich wie folgt auf die verschiedenen Erhaltungsstadien. Dabei wurde aber keine Unterscheidung zwischen den unterschiedlichen Ameisen-Taxa getroffen, so dass die folgende Auflistung einen Überblick über die gesamte Formiciden-Taphozönose gibt:

vollständig (mit Flügelresten)	20
weitgehend vollständig (ohne Flügel, mit Beinen) . .	26
isolierte Flügel	86
Kopf+Alitrunk+Gaster	23
Alitrunk+Gaster	8
Gaster	4
Kopf	2

Die zum Teil erheblichen Unterschiede bei der Bilanzierung der Individuenhäufigkeiten scheinen ein Hinweis auf einen möglicherweise starken anthropogenen beim Sammeln widerzuspiegeln. So sind z.B. isolierte Köpfe oder auch stark disartikulierte Individuen nicht immer leicht zu erkennen.

14.1.3.2.1 Dolichoderinae (Drüsenameisen)

Die Dolichoderinae gehören zusammen mit den Formicinae zu den am weitesten entwickelten Formiciden, was sich vor allem in der weitgehenden Reduktion des Stachelapparates zeigt (SHATTUCK 1992a).

Heute umfassen die Dolichoderinae über 250 Arten in 22 Gattungen. Ihre Hauptverbreitung liegt in den Tropen bis Subtropen (SHATTUCK 1992b). Auffälliges Merkmal der Vorderflügeladerung bei den mei-

sten Angehörigen der Dolichoderinae ist das Vorhandensein der ersten und zweiten Submarginalzelle. Ferner ist häufig bei ihnen die erste Diskoidalzelle noch geschlossen und quadratisch bis viereckig im Umriss (BROWN & NUTTING 1950; vgl. LUTZ 1990: 47 "on-lining" von 2r und r-m).

Die Biologie der Drüsenameisen ist recht gut untersucht. Die Arbeiterinnen verbringen die meiste Zeit über Tage. Die Nester befinden sich in den obersten Zentimetern des Bodens, unter Steinen oder in totem Holz (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Die meisten Arten ernähren sich omnivor. Einige Arten pflegen aber auch trophobiotische Beziehungen zu Angehörigen der Sternorrhyncha und Auchenorrhyncha (DUMPERT 1994).

Fossil lassen sich die Dolichoderinae bis in die Ober-Kreide zurückverfolgen (DLUSSKY 1999). Jedoch sind diese Funde so schlecht erhalten, dass diese Zuordnung zweifelhaft erscheint. Funde aus Messel und dem Baltischen Bernstein belegen zumindest eine sichere Existenz der Dolichoderinae seit dem Tertiär (DLUSSKY 1997; LUTZ 1990).

1996 Dolichoderinae. - NEUFFER et al., Zeuge tropischen Lebens: 63, Abb. 97.

Untersuchtes Material: PE_1993/333, LS.

Beschreibung: Es handelt es sich um einen isolierten Vorderflügel, der bis auf die Flügelbasis komplett erhalten ist (Abb. 89). Er hat eine Länge von 6,48 mm. Die Costal-Zelle ist sehr schmal und erreicht ca. 50 % der Flügellänge. Die Marginalzelle ist ebenfalls lang und schmal. Sie erstreckt sich etwa über ein Drittel der Flügellänge. Die erste Submarginalzelle wird nur durch die Querader 2r begrenzt. Die zweite Submarginalzelle ist größer als die Diskoidalzelle. Sie liegt direkt in der Mitte des Flügels.

Die Diskoidalzelle ist nahezu quadratisch im Umriss. Die Querader cu-a liegt nahe der Flügelbasis, so dass der Abstand zwischen der Aufspaltung von M+CuA in Mf1 und CuA1 und der Lage von cu-a, ungefähr ein Viertel der Flügellänge einnimmt. Die distalen Enden von Mf4 und CuA1 sind nur sehr schwach ausgebildet. Das Pterostigma ist kräftig entwickelt. Bereichsweise ist der Flügel mit feinen Härchen besetzt.

Bemerkungen: Der vorliegende Flügel kann mit einiger Sicherheit Angehörigen der Dolichoderinae zugeordnet werden. Vor allem in der Lage der Queradern 2r und r-m "on-lining" *sensu* LUTZ 1990), der Position von cu-a und der quadratischen Form der Diskoidalzelle zeigen sich große Übereinstimmungen mit Taxa der Gattungen *Dolichoderus* LUND UND *Hypoclinea* LATTKE. Angehörige dieser beiden Gattungen zeigen im Hinblick auf ihr Flügelgeäder eine eher plesiomorphe Ausbildung, jedoch sind die genannten Merkmale, die auch das Eckfelder Exemplar zeigt, als abgeleitet zu betrachten (BROWN & NUTTING 1950). Die Gattung *Dolichoderus* ist aus dem Baltischen Bernstein bislang mit neun Arten (DLUSSKY 1997) und aus der Grube Messel mit einer Art (LUTZ 1990) bekannt. Große Übereinstimmungen, vor allem in der Ausbildung der Diskoidalzelle und der Lage von cu-a, ergeben sich mit *D. rohweri* CARPENTER aus dem obersten Eozän von Nord-Amerika (siehe CARPENTER 1930: Taf. 10, Fig. 3).

14.1.3.2.2 Formicinae (Schuppenameisen)

Die Formicinae sind heute eine der größten Unterfamilien innerhalb der Formicidae. Sie umfassen mehr als 3000 beschriebene Arten in ca. 48 Gattungen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Neben Angehörigen der Myrmecinae, Dolichoderinae und Po-

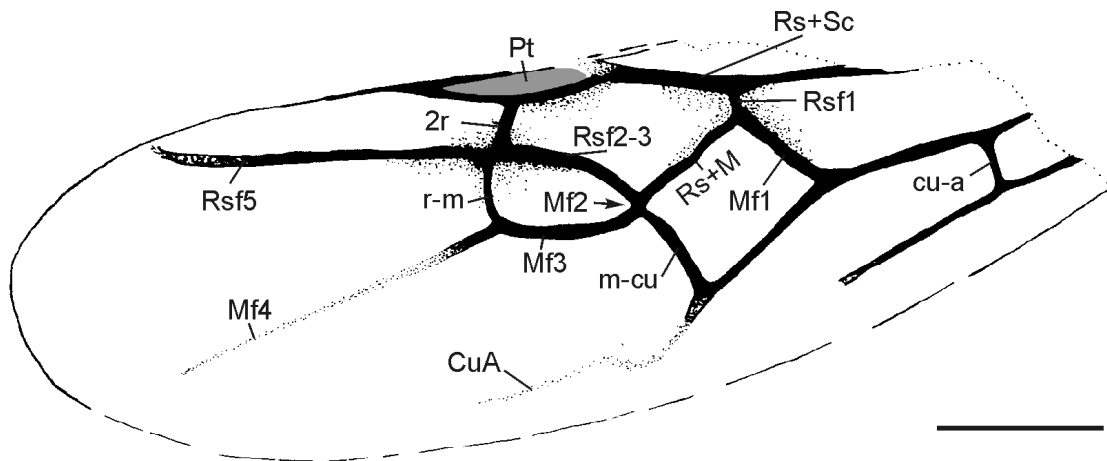


Abb. 89: Vollständig erhaltener Vorderflügel einer Drüsenameise (Dolichoderinae) (PE_1992/333, LS); M = 1 mm.

nerinae, sind auch die Formicinae nahezu weltweit verbreitet. Angehörige dieser Unter-Familie zeichnen sich vor allem durch die Entwicklung einer komplizierten Proventriculus-Struktur, die vollständige Reduktion des Stachelapparates, die Ausbildung einer Acidopore und einer mehr oder minder stark reduzierte Flügeladerung aus. Unter geeigneten Fossilisations-Bedingungen sind all diese Merkmale überlieferungsfähig, wie bereits mehrere Beispiele aus der Vergangenheit gezeigt haben (u.a. GRIMALDI & AGOSTI 2000; LUTZ 1988, 1990). Fossil reichen die Formicinae bis in die Ober-Kreide zurück (GRIMALDI & AGOSTI 2000). Jedoch war die Diversität zu dieser Zeit noch nicht so hoch wie heute. Aus dem Baltischen Bernstein sind bereits mehrere hundert Arten bekannt, die größtenteils noch heute bekannten Taxa zugeordnet werden können (DLUSSKY 1997).

Aus den Ablagerungen des Eckfelder Maares sind bislang 25 Exemplare bekannt, die aufgrund mor-

phologischer Merkmale des Flügelgeäders und der Struktur der Gaster zu den Formicinae gestellt werden können. Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass die vorliegenden Funde eine Vielzahl von verschiedenen Taxa repräsentieren. In Anbetracht der enormen Anzahl von in Frage kommenden Gattungen und Arten und den Problemen, die sich bereits bei der Bestimmung von rezenten Taxa ergeben, wird auf eine Zuordnung zu einer bestimmten Gattung oder Art verzichtet. Im folgenden erfolgt deshalb nur eine zusammenfassende Beschreibung, der wichtigsten Merkmale, die bei einer Vielzahl von Exemplaren ausgebildet sind (siehe Abb. 90).

Zusammenfassende Beschreibung: Die Körperlänge der meisten Taxa liegt zwischen 10 und 12 mm. Der Kopf hat einen gerundet quadratischen Umriss. Die Mandibeln sind kräftig ausgebildet. Sie erreichen an ihrer Außenkante eine Länge von ca. 0,4 mm. Die Antennen sind 12-gliedrig. Der

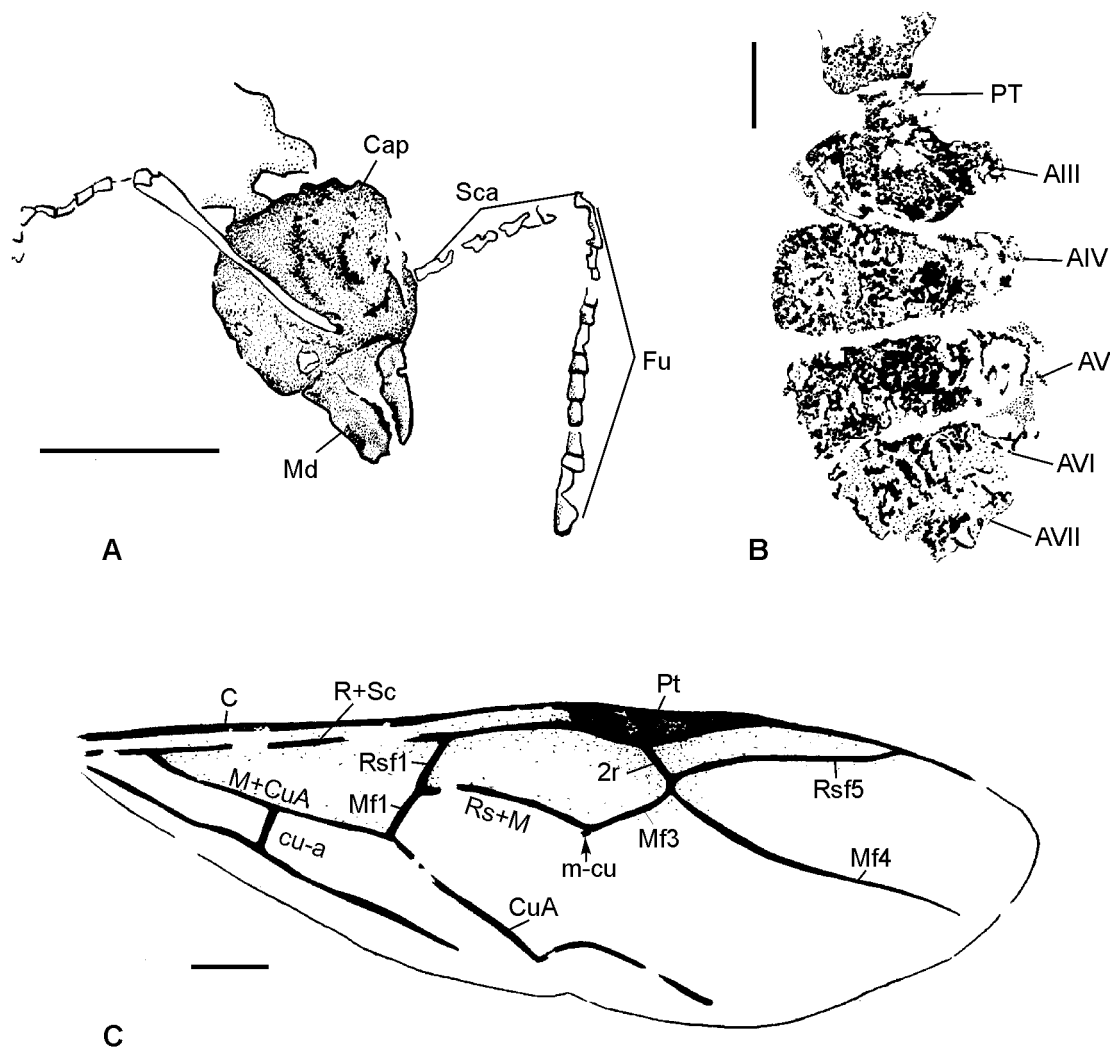


Abb. 90: Formicinae indet.; A: vollständig erhaltener Kopf (PE_2000/1934, LS); B: isolierte Gaster (PE_2000/13, LS); C: isolierter Vorderflügel (PE_2000/12, LS); M = 1 mm.

Scapus ist verlängert (1,17 mm). Der Funiculus ist ca. 1,75 mm lang. Der Alitrunk ist sehr kompakt gebaut und zeigt keinerlei Skulpturen. Die Beine sind allgemein sehr schlecht erhalten. Bei einigen Exemplaren sind jedoch die hinteren Extremitäten gut überliefert. Allgemein sind die Beine sehr schlank und bereichsweise nur in der Mitte etwas verdickt. Das Femur erreicht durchschnittlich eine Länge von 1,5 mm, die Tibia von 1,35 mm. Der Tarsus ist mit 1,7 mm am längsten, wobei der Basitarsus deutlich verlängert ist und ca. die doppelte Länge der distalen Tarsomere erreicht. Die Vorderflügel sind lang und schmal. Das Längen-/Breiten-Verhältnis liegt bei den meisten Exemplaren bei knapp über 3,05. Für die Angehörigen der Gattungen *Camponotus* MAYR und *Phasmomyrmex* STITZ, die im Flügelgeäder eine recht große Übereinstimmung mit den Eckfelder Fossilien zeigen, liegt dieses Verhältnis bei 3,5 (CREIGHTON 1950). Auffallend ist vor allem, dass ein Großteil der Adern weitgehend reduziert ist. R+Sc mündet etwa in der Flügelmitte in den schwach konvexen Vorderrand. Das Pterostigma ist sehr schmal und langgestreckt. Die Diskoidalzelle und die zweite Cubitalzelle sind reduziert, was eine Homologisierung der Adern deutlich erschwert. Ein Problem, auf das bereits BROWN & NUTTING (1950) und auch LUTZ (1990) hingewiesen haben. Diese Autoren kommen dabei aber auf zwei unterschiedliche Interpretations-Ansätze. Ich folge hier dem Ansatz von LUTZ (1990: 50-51). Der überwiegende Teil der Flügel zeigt distal der Cubitalzellen-Mitte, einen kleinen Fortsatz, der als rudimentärer Rest der Querader m-cu gedeutet wird. Die Querader r-m ist vollständig reduziert, so dass es bei den Vorderflügeln zu der Formicinae charakteristischen spitzwinkligen Überkreuzung von $2r / Rsf5$ und $Mf3 / Mf4$ kommt (siehe Abb. 90C). Der Petiolus hat einen ovalen bis quadratischen Umriss und ist recht klein. Die Gaster ist, vermutlich infolge taphonomischer Prozesse, bei allen Exemplaren stark geschwollen und länglich-oval. Es sind fünf freie Tergite sichtbar. Die Oberfläche zeigt meist eine feine Runzelung. Die Intersegmentalmembranen sind häufig etwas heller gefärbt als die eigentlichen Abdominalsternite. Bei einigen Exemplaren ist die Gaster deutlich rundlicher und kürzer und erinnert damit an einige Arten der Gattung *Camponotus* (vgl. HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

14.1.3.2.3 Myrmicinae (Knotenameisen)

Die Myrmicinae zeigen, ähnlich wie auch Angehörige der Formicinae, Dolichoderinae und Ponerinae eine kosmopolitische Verbreitung. Insgesamt umfassen sie ca. 6700 beschriebene Arten in 155 Gat-

tungen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Auffälligstes Merkmal dieser Gruppe ist die Ausbildung eines zweigliedrigen Hinterleibsstieles, bestehend aus Petiolus und Postpetiolus. Jedoch ist dieses Merkmal auch bei manchen tropischen Formen der Pseudomyrmecina und Dorylinae zu finden (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; DUMPERT 1994). Eine Verwechslung mit Myrmicinae ist aber selbst bei Fossilien kaum möglich, da sie sich schon habituell stark voneinander unterscheiden.

Obwohl die Myrmicinae heute als relativ ursprüngliche Ameisen angesehen werden und den Pseudomyrmecinae als Schwestergruppe gegenübergestellt werden (GRIMALDI et al. 1997; GRIMALDI & AGOSTI 2000), reichen sie fossil bislang nur bis in das Eozän zurück. Besonders aus dem Baltischen Bernstein (u.a. WHEELER 1915; DLUSSKY 1997) und dem Dominikanischen Bernstein (u.a. DE ANDRADE & BARONI URBANI 1999) sind zahlreiche Taxa beschrieben worden, die man auch rezenten Gattungen zuordnen kann. Aus der Grube Messel (LUTZ 1990) und der ober-eozänen Fundstelle Florissant, USA (CARPENTER 1930) liegen nur vereinzelte Funde vor.

Aus den Ablagerungen des Eckfelder Maeres sind bislang 25 Exemplare bekannt, die aufgrund morphologischer Merkmale des Flügelgeäders, der Oberflächenskulptur von Kopf, Alitrunk und Gaster zu den Myrmicinae gestellt werden können. Es ist jedoch nicht auszuschließen, dass die vorliegenden Funde, wie auch bei den Formicinae, verschiedene Taxa repräsentieren. Im folgenden erfolgt deshalb nur eine zusammenfassende Beschreibung der wichtigsten Merkmale, die bei einer Vielzahl von Exemplaren ausgebildet sind (siehe Abb. 91).

Zusammenfassende Beschreibung: Die Körperlänge der meisten Taxa liegt zwischen 6 und 9 mm. Der Kopf hat einen gerundet quadratischen Umriss. Die Antennen sind 11-gliedrig. Der Scapus ist verlängert. Bei PE_1992/400 a+b, LS ist der Kopf langgestreckt, quadratisch im Umriss und erinnert damit an die vor allem aus der Neotropis bekannte Gattung *Cephalotes*, die fossil mit mehreren Arten aus dem Dominikanischen und Mexikanischen Bernstein nachgewiesen ist (DE ANDRADE & BARONI URBANI 1999). Das gesamte Tier, die Gaster ausgenommen, trägt feine bis mittelgroße Grübchen.

Der Alitrunk ist sehr kompakt gebaut und bei den meisten Exemplaren durch Grübchen strukturiert (Taf. 16, Fig. e). Die Beine sind allgemein sehr lang und schlank. Die Vorderflügel sind sehr lang und schmal. Ihr Längen-/Breiten-Verhältnis liegt bei

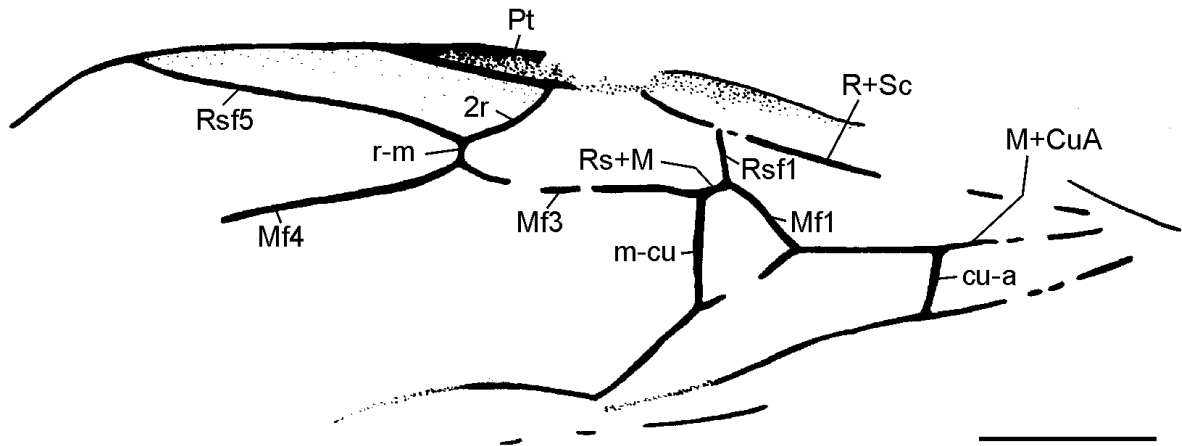


Abb. 91: Vollständig erhaltener Flügel einer Knotenameise (Myrmicinae) (PE_1998/21, LS); M = 1 mm.

den meisten Exemplaren bei knapp über 2,9. Auffallendes Merkmal des Flügels ist vor allem die trapezoidal ausgebildete Diskoidalzelle (siehe Abb. 91). R+Sc mündet etwa in der Flügelmitte in den schwach konvexen Vorderrand. Das Pterostigma ist sehr schmal und langgestreckt. Die Cubitalzelle ist doppelt so groß wie die Diskoidalzelle. Sie wird durch 2r und Mf3 begrenzt. Die Querader r-m ist nur schwach entwickelt, so dass es bei den Vorderflügeln fast zu einer spitzwinkeligen Überkreuzung von 2r / Rsf5 und Mf3 / Mf4 kommt, wie dies für Formicinae häufig der Fall ist (Konvergenz). Das Flügelgefäß zeigt damit gewisse Übereinstimmungen mit Flügeln von Angehörigen der Tribus **Cephalotini** und **Pheidolini** (u.a. DE ANDRADE & BARONI URBANI 1999; CREIGHTON 1950; BROWN & NUTTING 1950). Der Petiolus und Postpetiolus

sind rundlich bis zylindrisch entwickelt.

Die Gaster sind rundlich-oval und vermutlich infolge taphonomischer Prozesse stark vergrößert. Die Anzahl der Tergite lässt sich nicht genau bestimmen. Das erste Tergit ist aber bei den meisten Fossilien auffallend vergrößert.

Besonders erwähnt sei hier noch der Fund PE_2000/1933 a+b, LS, der im Vergleich mit den anderen Fossilien eine etwas abweichende Kopfskulptur zeigt (siehe Abb. 92). Insgesamt zeigt das vorliegende Exemplar große Ähnlichkeiten mit der "Roten Gartenameise" *Myrmica rubra* (LINNAEUS), bei der der gesamte Körper und vor allem auch der Kopf eine Vielzahl von feinen, parallel laufenden Graten zeigt. Das erste Gaster-Segment ist extrem vergrößert, so dass die nachfolgenden Tergite schwer zu erkennen sind. Angehörige der Gattung *Myrmica* sind bereits aus dem Baltischen Bernstein bekannt (WHEELER 1915).

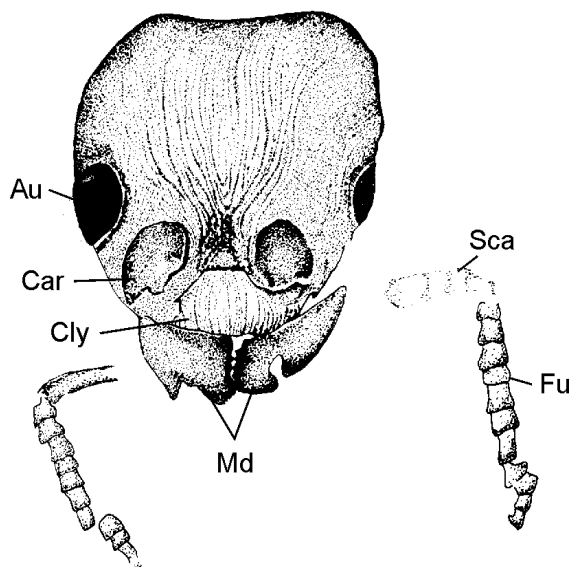


Abb. 92: Myrmicinae indet.; isolierter Kopf (PE_2000/1933 a+b, LS); M = 1 mm.

14.1.3.2.4 Ponerinae (Stachelameisen)

Heute umfassen die Ponerinae nahezu 2000 Arten in 42 Gattungen. Ihre Hauptverbreitung liegt in den Tropen bis Subtropen, wo sie meist kleinere Staaten bilden (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Auffälligste Merkmale sind, neben der Ausbildung eines Präsklerites vor dem vierten Abdominalsegment (jedoch nicht bei allen Taxa !), das Vorhandensein eines funktionstüchtigen Stachelapparates und die Ausprägung einer plesiomorphen Flügeladerung. Ob es sich bei den Ponerinae um eine monophyletische Gruppe handelt, ist seit der letzten phylogenetischen Analyse von GRIMALDI et al. (1997) umstritten. Es hat sich jedoch bestätigt, dass die Ponerinae das mögliche Schwestertaxon der Formicinae + Aneuretinae + Dolichoderinae bilden. Die Biologie der Stachelameisen ist recht gut be-

kannt. Sie leben meistens bodenbezogen und räuberisch (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Fossil lassen sich die Ponerinae, dank mehrerer Neufunde, derzeit mit zwei Gattungen (*Brownimecia* und *Canapone*) bis in die Ober-Kreide zurückverfolgen (GRIMALDI ET AL. 1997; DLUSSKY 1999). Angehörige rezenter Gattungen treten dann erstmals an der Grenze Paleozän/Eozän in den Ablagerungen der Fur- und Ølst-Formation von Dänemark auf

(RUST & ANDERSEN 1999). Bereits im Baltischen Bernstein und den im Alter vergleichbaren Ablagerungen sind die Ponerinae dann mit einer Vielzahl rezenter Gattungen vertreten (u.a. DLUSSKY 1997; WEITSCHAT & WICHARD 1998).

Ponerinae gen. et sp. indet.

(Abb. 93, Taf. 16, Fig. f)

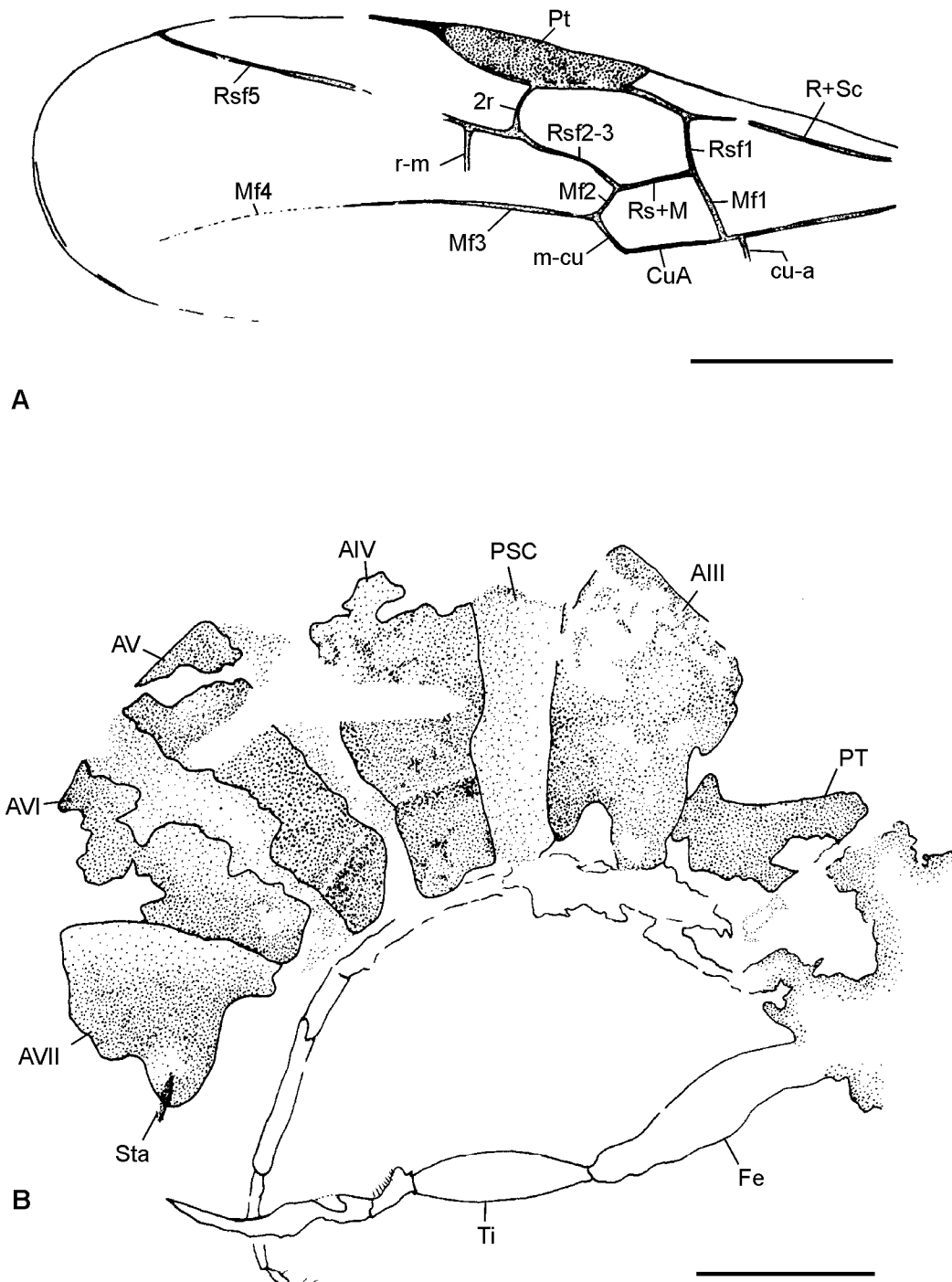


Abb. 93: Ponerinae indet. (PE_1998/7 a+b, LS); A: nahezu vollständig erhaltener Flügel; B: Übersichtszeichnung von Petiolus und Gaster; M = 1 mm.

Untersuchtes Material: PE_1998/7 a+b, LS.

Beschreibung: Bei dem vorliegenden Exemplar handelt es sich um ein geflügeltes Geschlechts-tiere. Die Körperlänge beträgt ca. 7,7 mm. Die Bereiche von Kopf und Alitrunk sind nicht sehr gut erhalten. Es ist aber zu erkennen, dass der Kopf deutlich prognath ist. Die Mandibeln haben eine gestreckte Form. Der Alitrunk ist mäßig gewölbt und sehr kompakt gebaut, so dass keinerlei weitere Strukturen erkennbar sind. Da das Tier lateral eingebettet ist, sind die Extremitäten gut. Alle Femora sind kräftig entwickelt. Die Mesofemora sind ca. 1,35 mm lang und proximal der Mitte deutlich verdickt. Die schlanken Tibien erreichen eine Länge von knapp 1 mm. Von den Apikaldornen sind nur basale Relikte erhalten. Die Tarsalglieder sind nur undeutlich erhalten. Sie tragen an ihren Innenseiten feine Härchen. Der Vorderflügel hat eine Länge von 4,5 mm. Die Costal-Zelle ist sehr schmal und erreicht ca. 50 % der Flügellänge. Die Marginalzelle ist ebenfalls lang und schmal. Sie erstreckt sich ca. über ein Drittel der Flügellänge. Die erste Submarginalzelle wird nur durch die Querader 2r begrenzt und ist ca. doppelt so groß wie die Diskoidalzelle. Beide liegen im proximalen Abschnitt des Flügels. Die zweite Submarginalzelle ist ebenfalls größer als die Diskoidalzelle. Sie liegt direkt in der Mitte des Flügels. Die Querader cu-a liegt nahe der Gabelung von Mf1 und M+Cu. Die distalen Enden von Rsf5 und Mf4 sind nur sehr schwach ausgebildet. Beide Adern werden aber von r-m deutlich getrennt. Mf2 ist kräftig entwickelt. Bereichsweise ist der Flügel mit feinen Härchen besetzt. Der Petiolus ist dreieckig im Umriss. Die Gaster ist verlängert und oval bis eiförmig im Umriss. Es sind fünf deutlich voneinander abzugrenzende Segmente erkennbar. Zwischen dem dritten und vierten Abdominalsegment ist ein markant ausgeprägtes Präsklerit zu erkennen, welches ca. 0,4 mm breit ist. Am Ende des siebten Abdominalsegmentes ist vermutlich ein Stachel-Rest erhalten.

Bemerkungen: Eine systematische Zuordnung zu einer bestimmten Gattung ist nicht möglich. Jedoch ist eine Zugehörigkeit zu den Ponerinae durch die Ausbildung des Präsklerits vor dem vierten Abdominalsegment und die plesiomorphe Flügeladerung, bei der 1r fehlt und Mf2 deutlich ausgebildet ist, sehr wahrscheinlich.

14.1.3.2.5 †Formiciinae

Diese riesenwüchsigen, ausschließlich aus dem Mittel-Eozän bekannten Formen sind nur von drei wei-

teren mitteleuropäischen Vorkommen und einer Lokalität in Nordamerika nachgewiesen (LUTZ 1986, 1990).

Aus Eckfeld sind bislang 77 Exemplare bekannt. Meist liegen nur isolierte Vorderflügel vor. Im Vergleich zur Grube Messel, wo geflügelte Geschlechtstiere relativ häufig gefunden werden, sind in Eckfeld komplett erhaltene Funde selten.

Hervorzuheben ist in diesem Zusammenhang der Nachweis eines vollständig erhaltenen Männchens, das erstmals Details des äußeren Genitalapparates zeigt¹ (PE_2000/3 a+b, LS) (siehe S. 139).

Aufgrund der Erhaltung des männlichen Kopulationsapparates bei dem Eckfelder Exemplar und anderer innerer Merkmale (sklerotisierten Proventriculus-Strukturen: Plicae am Bulbus, Cupola, Sepalen) bei auf Kunstharz transferierten Messeler Exemplaren (LUTZ 1986, 1990), lassen sich Ansatzpunkte für eine Neubewertung der phylogenetischen Stellung der Formiciinae innerhalb der Formicidae herausarbeiten.

Ferner ergibt sich hier die Möglichkeit, zu klären, ob sich für diese unvermittelt im unteren Mittel-Eozän auftretende Gattung ein Merkmalswandel während der ca. 4-5 Ma, die die Arten von Messel und Eckfeld trennen, nachweisen läßt.

Die Terminologie der Flügeladerung folgt im wesentlichen BROWN & NUTTING (1950), LUTZ (1990: Abb. 3) und HÖLLDOBLER & WILSON (1990).

Formicium sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986 (Abb. 94, Taf. 16, Fig. g-i; Taf. 17, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_2000/3 a+b, LS (komplett erhaltenes Männchen).

Maße (in mm): Gesamtlänge 23,65; Kopflänge/-breite 2,83 / 3,1; Alitrunklänge/-breite 6,34 / 7,02; Gaster 10,3; Genitallänge/-breite 7,69 / 4,56; Flügellänge 28,35.

Beschreibung: Bei dem vorliegenden Exemplar handelt es sich um ein männliches Tier, das die Ventralseite zeigt. Es ist fast vollständig erhalten. Lediglich Bereiche des Alitrunk und der Beine sind nur reliktär erhalten. Der **Kopf** ist sehr klein und deutlich dreieckig im Umriss. Die **Mandibeln** sind nur schwach sklerotisiert, so dass keinerlei Details erhalten sind. Die **Fühler** scheinen ungekniet zu sein. Der Scapus ist kurz und die nachfolgenden Fu-

1. Ein aus Messel vorliegendes Männchen von *F. giganteum* LUTZ (SMF Me1 1017) zeigt dagegen nur einen rudimentär erhaltenen Genitalapparat. Vermutlich hat sich bei diesem Exemplar der Apparat postmortal abgelöst, so dass in diesem Falle nur noch basale Reste erhalten sind.

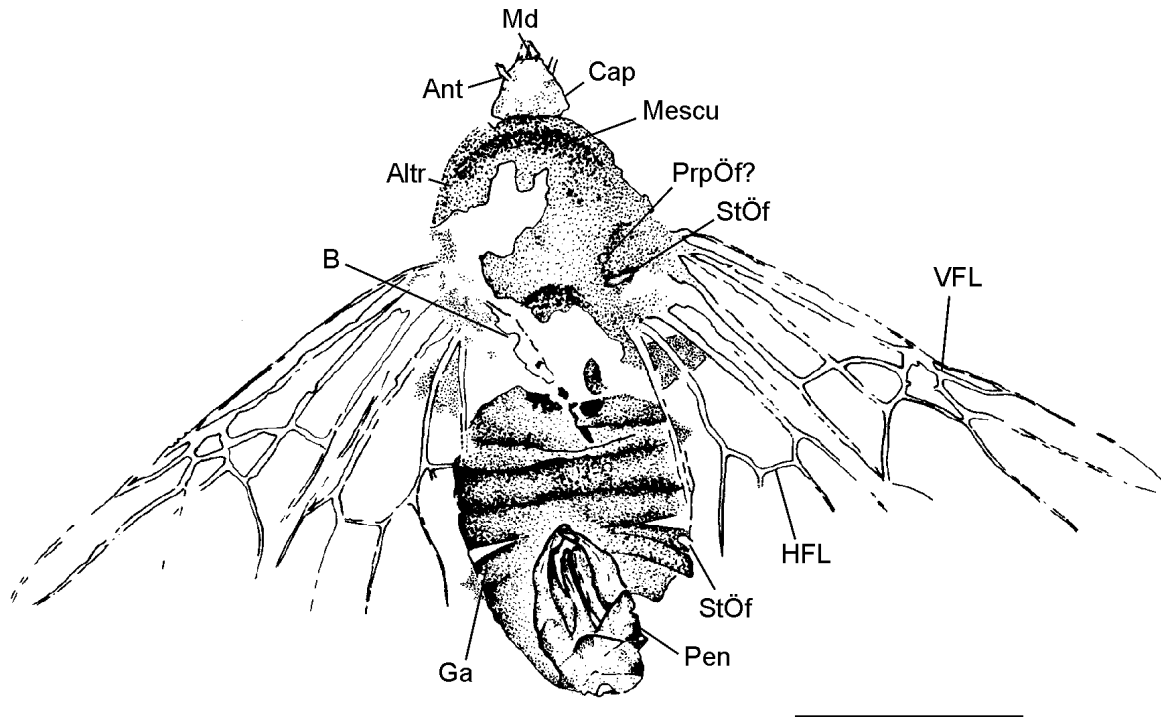


Abb. 94: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986 (PE_2000/3 a+b, LS); vollständig erhaltenes männliches Exemplar; M = 10 mm.

niculus-Glieder sind nicht überliefert. Der **Alitrunk** ist relativ plump und eiförmig im Umriss. Im hinteren Bereich grenzen sich halbgreisförmig Strukturen des vermutlichen Mesoscutum ab. Nahe der linken Flügelansatzstelle, im Bereich des Epinotum, prägt sich schwach eine schlitzförmige Stigmenöffnung durch (siehe Taf. 17, Fig. a). Darüber liegt eine kleine rundliche, randlich stark sklerotisierte und verdickte Struktur, die als Propodeum-Öffnung gedeutet werden kann. Ansonsten ist der Alitrunk im zentralen Bereich und auch im Übergang zum Petiolus stark beschädigt. Beide **Flügelpaare** sind nahezu komplett erhalten. Die Vorderflügel zeigen die typische Aderung, wie sie für *F. giganteum*-Männchen aus der Grube Messel beschrieben ist. Die Radialzelle ist schmal, parallelseitig und etwa halb so lang wie der Flügel. Hingegen sind die Cubitalzellen klein. Die erste Zelle liegt proximal des Pterostigma. Die zweite erstreckt sich bis etwas über die Hälfte der Länge des Pterostigma. Die Diskoidalzelle ist dreieckig. Die Querader cu-a liegt deutlich proximal der Abzweigung von Mf1 und M+Cu. Jedoch ist die Lage von cu-a im rechten und linken Vorderflügel unterschiedlich (s.u.). Rsf2-3 und Mf4 liegen basal sehr dicht beieinander, so dass es so scheint, als sei Mf2 reduziert. Rs+M ist weitgehend reduziert, so dass Rsf1 und m-cu fast in einer Linie stehen. Die Querader r-m ist nur noch als reliktäres Verbindungsstück zwischen Rsf5 und Mf4 erhalten.

Die Hinterflügel erreichen ca. zwei Drittel der Flügellänge der Vorderflügel. Sie zeigen ein plesiomorphes Geäder. Die Querader cu-a liegt um mindestens der eigenen Länge proximal der Gabelung von M+CuA und CuA (Abb. 95). Die Flügelmembran ist nur wenig im basalen Bereich der Aderung und des Flügelvorderrandes etwas bräunlicher gefärbt. Ansonsten ist die Flügelmembran hyalin. An der Hinterflügel-Vorderkante sind nur basal wenige Hamuli erhalten. Die **Gaster** ist etwa so breit wie der Alitrunk und im Vergleich zum Messeler Exemplar nicht so eiförmig, sondern stärker verlängert. Es sind sechs freie Sternite zu erkennen, die im distalen Bereich von einem sehr großen Genitalapparat teilweise überdeckt werden. Dieser Kopulationsapparat ist nahezu komplett erhalten (siehe separate Beschreibung auf S. 139ff.). Stigmen sind nur relikitär erhalten. Reste deuten aber darauf hin, dass sie groß und schlitzförmig sind.

Bemerkungen: Das vorliegende Männchen aus Eckfeld zeigt große habituelle Übereinstimmungen, vor allem in der Größe, der Flügeladerung und im sogenannten "crowding"-Wert (siehe LUTZ 1986, 1990), mit den Angehörigen der Messel-Exemplare, so dass eine weitgehende Konspezifität zu den Messeler Fossilien angenommen werden kann. Gleiches gilt auch für die isolierten Flügel, die ca. 95 % der Funde ausmachen. Eine vergleichende Darstellung

der “crowding“-Werte (CW) und Gesamtflügelänge (d2) ergab für die Eckfelder Exemplare nur geringfügige Unterschiede zu den beiden aus Messel bekannten Arten (siehe Abb. 96). Vor allem die Flügel der Weibchen von aff. *F. simillimum* und aff. *F. giganteum* aus dem Eckfelder Maar scheinen im Vergleich zu den Messeler Flügeln der Weibchen verlängert zu sein. Einhergehend mit dieser Veränderung, hat sich auch die Sklerotisierung im antero-basalen Bereich der Flügelmembran weiter verstärkt, so dass, wie z.B. bei PE_1998/22 a+b, LS und PE_2000/23 a+b, LS, der Aderverlauf von Rsf1, 2r und Rsf2-3 in diesem Abschnitt nur noch sehr schwer zu erkennen ist. Diese Entwicklung ist vor allem im Zuge weiterer funktionsmorphologischer Anpassungen zu verstehen, die mit den erhöhten Flügelflächenbelastungen in Verbindung stehen (LUTZ 1986, 1990).

Variabilität: Es scheint sich zu bestätigen, dass speziell die Lage der Querader **cu-a**, innerhalb der Hymenoptera sehr variabel ist. So konnte WEDMANN (2000) für Angehörige von *Apis henshawi* nachweisen, dass in der Position von cu-a zahlreiche Übergänge auftreten, weshalb eine Artunterscheidung für diese Gruppe, die nur auf isolierten Flügeln beruht, nicht möglich ist.

Das vorliegende Männchen *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986 aus Eckfeld zeigt im Hinblick auf die Position von cu-a in den Vorderflügeln eine sehr große Variabilität (Abb. 95). Hier liegt die Querader cu-a am rechten Flügel ca. doppelt so weit entfernt von der Verzweigung von Cu und M als am linken Flügel, wo cu-a dicht an der Verzweigung liegt. Damit liegt die Position von cu-a bereits an einem Individuum am äußersten Bereich der Variabilität, wie vergleichende morphometrische Untersuchungen an isolierten Flügel aus Eckfeld und Mes-

sel gezeigt haben.

Biostratinomie: Da es sich in Eckfeld bei ca. 95 % der *Formicium*-Funde um isolierte Flügel handelt, war hier die Frage nach der Zusammensetzung der *Formicium*-Fauna von zentraler Bedeutung. Die Untersuchungen von LUTZ (1986) und eigene Beobachtungen haben gezeigt, dass in Messel die Anzahl der Weibchen gegenüber der Männchen deutlich erhöht ist.

Morphometrische Messungen am Flügelgäader der Eckfelder Exemplare erbrachten ein genau umgekehrtes Bild, wie es bislang aus der Grube Messel vorliegt (Abb. 96): In Eckfeld sind Männchen deutlich häufiger als Weibchen.

Eine Interpretation dieses Befundes erweist sich jedoch als schwierig und spekulativ. Neben möglichen biologischen Faktoren (Einfluss des Sees als möglicher Attraktor, “male-aggregation syndrom“, Flugleistung und -verhalten usw.), spielen hier sicherlich auch biostratinomische Faktoren eine Rolle (unterschiedliche Größe der Flügel von Männchen und Weibchen, Größe der Seen, unterschiedlich lange Driftzeiten, Windverhältnisse im und am Krater usw.). Dabei sind alle Faktoren eng miteinander in einem komplexen System verzahnt und bislang nur ansatzweise untersucht (z.B. LUTZ 1990; MARTÍNEZ-DELCLÒS & MARTINELL 1993; RUST 1998).

“biologische Faktoren“

- Da es sich bei den Geschlechtstieren der Gattung *Formicium* um die bislang größten bekannten Angehörigen der Formiciden handelt, ist anzunehmen, dass es sich bei ihnen um vergleichsweise schlechte Flieger gehandelt hat. Von wesentlich kleineren rezenten Arten mit großen Geschlechtstieren, wie z.B. *Camponotus herculeanus* und einigen *Lasius*-Arten ist bekannt, dass sie schlechte

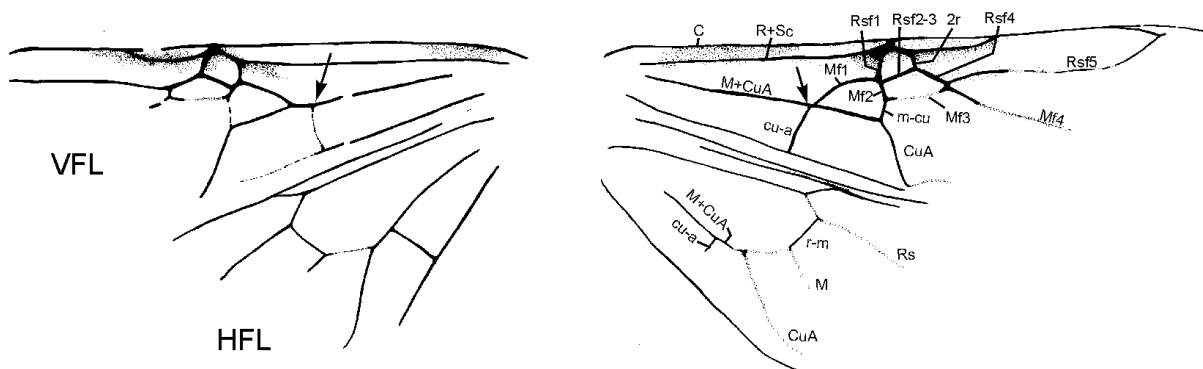


Abb. 95: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986 (PE_2000/3 a+b, LS); Detailzeichnung der beiden Flügelpaare. Die Pfeile zeigen auf die unterschiedliche Lage von cu-a am linken und rechten Flügelpaar; M = 10 mm.

Flieger sind (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Bei Flügen nahe am Kraterrand oder direkt über der Seeoberfläche können wechselnde Windverhältnisse und Unterschiede in der Thermik zwischen Wasserfläche und Kraterrand die Tiere dann auf die Wasseroberfläche gedrückt haben.

- Von einigen Gruppen von Ameisen ist bekannt, dass sich die Männchen für den Hochzeitsflug in Schwärmen zusammenfinden ("male-aggregation syndrom"). Dabei werden bevorzugt auffällige Stellen in der Landschaft angeflogen, wie z.B. Waldränder, Lichtungen, Hügel oder erhöht gelegene Plätze ("hill-topping") (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Beim Aufsuchen dieser "Hochzeitsplätze" könnten verstärkt die Männchen in den Bereich der Seeoberfläche gelangt sein. Falls einer der Sammelplätze in der Nähe des Kratersees gelegen war, könnte das verstärkte Auftreten von Männchen auch damit zusammenhängen, dass die Männchen größtenteils bald nach der Kopulation absterben, während die Weibchen sich nach der Kopulation weiträumig, häufig in einem Umkreis von 2-10 km, verteilen um eine neue Kolonie zu gründen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).
- Ein weiterer Grund für das verstärkte Auftreten von Männchen, könnte mit einem veränderten Verhalten der Männchen während des Schwärmens zusammenhängen. Bei Angehörigen der Gattungen *Camponotus*, *Lasius*, *Myrmica* u.a. konnten HÖLLDOBLER & WILSON (1990) ein verändertes phototaktisches Verhalten beobachten. Da der Hochzeitsflug nur bei ganz bestimmten Temperatur-, Luftfeuchte- und Lichtverhältnissen stattfindet, kann der Kratersee mit seiner großen Wasseroberfläche und deren polarisierenden Wir-

kung als besonderer Attraktor gewirkt haben. LABHART & MEYER (1999) konnten bei vielen Insekten-Gruppen, auch bei Hymenoptera, spezielle Ommatidien nachweisen, die die Erkennung von polarisiertem Licht ermöglichen.

"biostratonomische Faktoren"

- Da in Eckfeld und auch in Messel ein Großteil der Funde nur aus isolierten Flügeln besteht, kann davon ausgegangen werden, dass die Tiere längere Zeit auf der Wasseroberfläche gedriftet sind. Biostratonomische Untersuchungen an Ameisen aus der alttertiären Fur-Formation von Dänemark (RUST 1998) haben gezeigt, dass bei längerer Verweildauer auf der Wasseroberfläche, bei Ameisen die Antennen zuerst disartikulieren. Kurz danach lösen sich in den meisten Fällen die Flügel ab. Gaster, Alitrunk und Petiolus disartikulierten zuletzt. Aufgrund der guten Benetzbarkeit der Flügel (nur mäßig mit feinen Härchen besetzt) war die Oberflächenhaftung vermutlich stark herabgesetzt, was ein rasches Überwinden der Oberflächenspannung und Absinken begünstigte.
- Dass so wenig andere isolierte Körperfragmente gefunden werden, sowohl in Messel, als auch in Eckfeld, mag auch an dem großvolumigen Abdomen der Formiciinae liegen. Begünstigt durch Fäulnisgase scheint der Komplex von Gaster und Alitrunk längere Zeit auf der Wasseroberfläche gedriftet zu sein. In den vergleichsweise kleinen Maarseen konnten diese auch in Bereiche gelangen, wo eine Fossilisation nicht mehr möglich war (z.B. im Randsaum des Sees). Ob auf diesem Wege auch eine Separation von Männchen und Weibchen stattgefunden hat, lässt

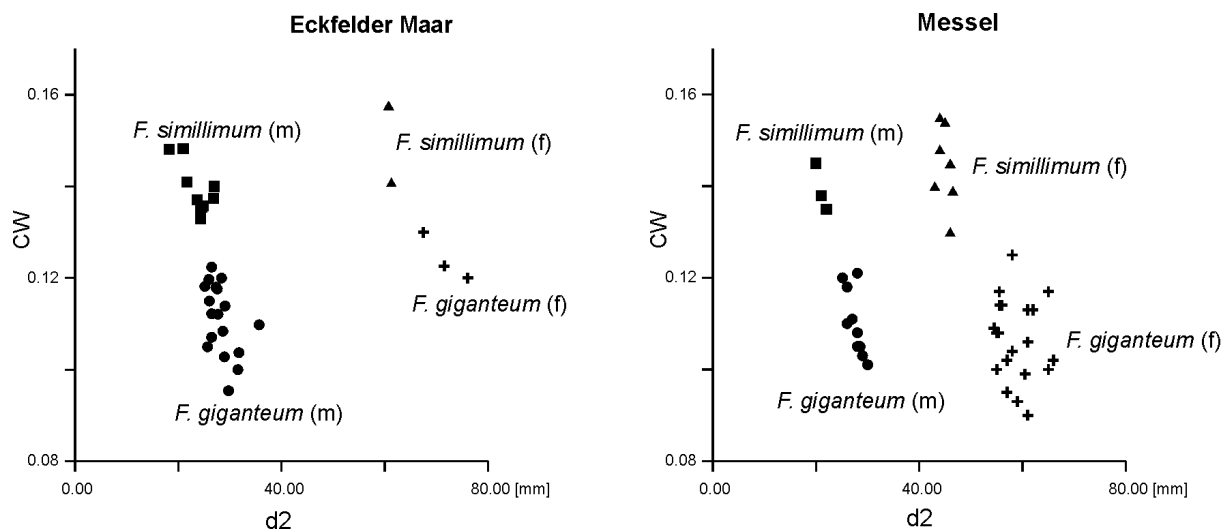


Abb. 96: Zusammensetzung der *Formicium*-Taphozöen von Eckfeld und Messel; CW= "crowding"-Wert, d2= Flügelänge.

sich nicht entscheiden.

- Im Falle der komplett erhaltenen Exemplare, kann davon ausgegangen werden, dass ein schnelles Absinken erfolgte. Allgemein ist der SM-Index (SM = Verhältnis von Flügeloberfläche zu Körpermasse *sensu* WAGNER et al. 1996) bei Hymenopteren sehr klein, was eine nur kurzzeitige Schwimmdauer auf der Wasseroberfläche begünstigt.

Da für die fossilen Exemplare meist eine Gewichtsangabe nur abgeschätzt werden kann, ist die Berechnung des SM-Index für Angehörige der Gattung *Formicium* schwierig. Im Zusammenhang mit Überlegungen zur funktionsmorphologischen Bedeutung des "crowding" bei *Formicium* und Stiomymiden hat LUTZ (1990: Tab. 9) aus einem Vergleich mit rezenten Ameisen das Gesamtgewicht der *F. giganteum*-Weibchen auf 7-5 - 10 gr. geschätzt. Erste Versuche, *F. giganteum* dreidimensional in Originalgröße zu rekonstruieren ergaben aber inzwischen, dass diese Werte etwas zu hoch angesetzt sein dürften (mündl. Mitt. Dr. H. LUTZ). Die nachfolgend bestimmten Werte für den SM-Index dürften somit Maximalwerte sein.

$$SM = 9,78 \text{ cm}^2 / (7,5 \text{ bis } 8,75 \text{ g})^{0,67}$$

$$SM = \mathbf{2,29 \text{ bis } 2,54}$$

Dieser SM-Index liegt deutlich im unteren Bereich, wie er auch für rezente Angehörige der Hymenoptera gemessen worden ist (2,42 - 4,99) (WAGNER et al. 1996).

Neue Ergebnisse zur Morphologie

Männlicher Kopulationsapparat von *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986

Die Kopulationsorgane der Insekten spielen im Hinblick auf die Systematik eine besondere Rolle (CLAUSEN 1938; FORBES 1958, 1967; BARONI URBANI 1968; DE ANDRADE & BARONI URBANI 1999). Dort werden häufig zur Art-Unterscheidung, neben allgemein morphologischen Merkmalen, vor allem die Strukturen des männlichen Kopulationsapparates herangezogen. Bei Fossilien sind solche Merkmale nur selten erhalten; es sei denn sie sind in sogenannten "Konservatlagerstätten" (u.a. fossile Baumharze, "Ölschiefer") zur Fossilisation gelangt. Unter diesen Bedingungen sind sogar Weichteilstrukturen erhaltungsfähig (vgl. Ektadenien S. 93). Der männliche Kopulationsapparat der Ameisen unterscheidet sich kaum von dem anderer Hymenopteren. Er besteht aus drei Valvenpaaren.

Hier wird der Terminologie von DONISTHORPE (1915) und SNODGRASS (1935, 1941) gefolgt.

Das Abdomen der männlichen Ameisen gliedert sich wie folgt (SNODGRASS 1935): Es besteht aus sieben vollständigen Segmenten, wobei das 2. Segment (= Petiolus) oder die beiden vorderen [Petiolus und Postpetiolus (= 3. Segment)] umgewandelt sind. Die Gaster besteht demnach aus 5 oder 6 Segmenten. Das 8. Segment wird äußerlich nur durch ein Sternit (Subgenitalplatte) repräsentiert; das entsprechende Tergit und das folgende 9. Tergit sind rudimentär unter das 7. Tergit eingezogen. Die Penicilli gehören zum 10. Sternit und sitzen am 9. Sternit an. Bei den Weibchen ist das 9. Abdominalsegment zu einem mehr oder weniger modifizierten Stechapparat umgebildet (STITZ 1939).

Beschreibung: Grundlage für die folgende Beschreibung ist das bereits oben beschriebene männliche Exemplar (PE_2000/3 a+b, LS), das aufgrund der Flügeladerung und des "crowding"-Wertes in die Verwandtschaft von *F. giganteum* LUTZ zu stellen ist. Eine Zugehörigkeit zu den vergleichbaren Männchen von *F. brodiei* WESTWOOD ist aufgrund der unterschiedlichen Flügeladerung auszuschließen.

Der Kopulationsapparat hat eine länglich-ovale Form und ist auffallend groß. Seine Länge beträgt ca. 7,69 mm, seine Breite ca. 4,56 mm. Von den Kopulationsanhängen lässt sich fast das ganze Inventar einwandfrei identifizieren (Abb. 97). Die Beschreibung erfolgt von den inneren zu den äußeren Valven.

Die **Sagitta** ist länglich, ca. 3,75 mm lang und 1,3 mm breit. Sie erreicht nicht den apikalen Rand der äußeren Valven. Von oben betrachtet scheint die Sagitta ohne auffallende Merkmale zu sein. Lediglich durch eine Mittelfurche lassen sich zwei deutlich voneinander getrennte Partien unterscheiden, wovon die rechte Hälfte mit ihrem apikalen Bereich leicht auf den rechten **Stipes** (Gonostylus *sensu* MICHENER 1956) aufgelagert ist. CLAUSEN (1938) weist darauf hin, dass die Sagitta sehr beweglich ist und, wenn keine Verdrückung vorliegt, etwas höher als die Spitze des Stipes liegt. Inwieweit die Sagitta ventral eine Zahnleiste aufweist, lässt sich nicht genau entscheiden. Leicht gezackte Grate im vorderen Drittel der Sagitta deuten aber auf die Existenz einer solchen Zahnleiste hin, was für die systematische Einordnung des Fundes von Bedeutung ist. Die Spitze der inneren Valven ist leicht abgerundet und trägt vereinzelt borstenlose Poren, die aber nur bei starker Vergrößerung sichtbar werden. Die **Spatha**,

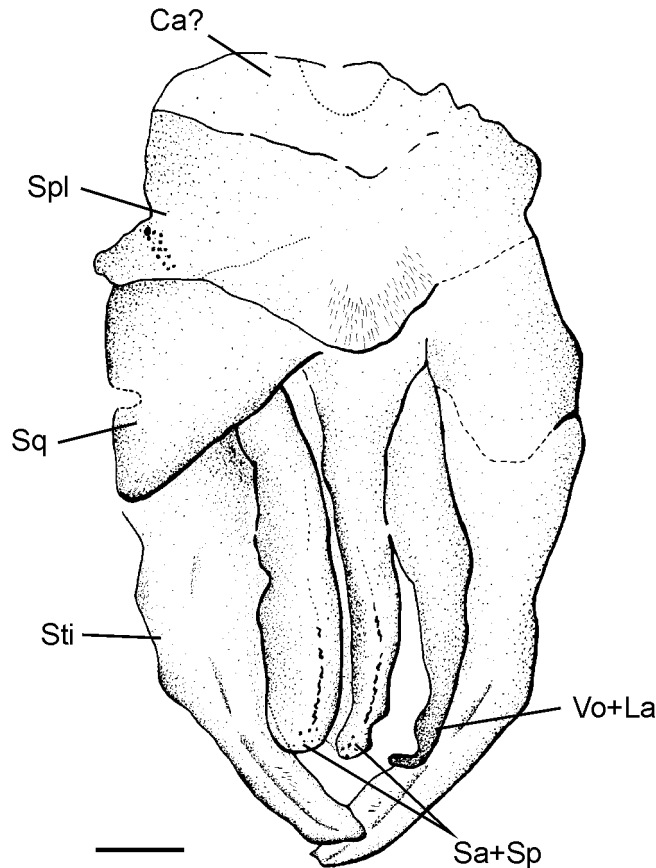


Abb. 97: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986 (PE_2000/3 a+b, LS); Detailzeichnung des männlichen Kopulationsapparates; M = 1 mm.

die nur einen häutigen Fortsatz der Sagitta darstellt, ist nicht erkennbar.

Die mittlere Valve (3,75 mm lang, ca. 1 mm breit) ist ebenfalls chinitisiert und setzt sich aus der **Vol-sella** (laminae volsellares *sensu* SNODGRASS 1941) und der **Lacinia** zusammen. Sie scheint mit der **Squamula** verschmolzen zu sein. Erhalten ist nur die linke mittlere Valve. Lage und Form sprechen in diesem Fall für eine Überlieferung der Volsella, welche am Ende eine stark nach innen gekrümmte, hakenförmige Struktur aufweist. Oberflächenstrukturen oder Härchen sind nicht erkennbar. Die meist schwächer chinitisierte Lacinia scheint nicht überliefert.

Stipites und Squamulae bilden die äußeren Valven. Beide scheinen miteinander verwachsen zu sein. Zusammen haben sie eine Länge von ca. 5,5 mm. Distal laufen die Stipites spitz zu und bilden eine Zange, die mit den Cerci einiger Angehöriger der Dermaptera vergleichbar ist. Jeweils in der Mitte verläuft auf den Stipites ein Grat (= Mittelfalte *sensu* CLAUSEN 1938), der über weit mehr als 2/3 der

Länge der Stipites zu verfolgen ist. An den Spitzen der Stipites lassen sich lateral dieser Grate kleine haarähnliche Ansätze erkennen, welche schräg in Richtung der inneren Valven verlaufen. Die Behaarung der Stipites ist meist auf die dorsale Seite beschränkt (CLAUSEN 1938). Die Squamula bildet ein rechteckiges Gebilde und ist durch eine scharfe Trennungslinie, die von der dorsalen auf die ventrale Seite verläuft, vom Stipes getrennt. Auf der linken Seite ist diese Struktur nicht so deutlich erkennbar.

Über die Form und Größe des **Cardo** können keine Aussagen gemacht werden. Am proximalen Ende des Kopulationsapparates befindet sich eine 0,75 mm breite, halbkreisförmige Struktur, die als "craniale" Öffnung des als chitinierten Ringes ausgebildeten Cardo gedeutet werden könnte².

Bedeckt wird der basale Bereich bis zum Beginn der Squamula von der **Subgenitalplatte**. In Normallage ruht der Kopulationsapparat auf ihr und ist mit ihr

2. Hier könnte es sich womöglich um die noch am Messeler Exemplar erhaltenen überlieferten Strukturen handeln.

eng durch Muskulatur verbunden (CLAUSEN 1938). Der Rand der Platte ist leicht gebogen, so dass eine stumpfwinkelige Spitze entsteht. Sie ist ca. 1,75 mm lang und 3,6 mm breit. Die Spitze ist dunkelbraun gefärbt und dicht behaart.

Taphonomie: Das Tier ist dorsoventral eingebettet und nahezu vollständig erhalten. Kurioser Weise ist aber der Kopulationsapparat in Dorsalan-sicht zu sehen und zeigt mit seinen Valven in Richtung des Kopfes, was insofern Schwierigkeiten bereitet, als hierfür nur taphonomische verantwortlich sein können.

Folgende Szenarien sind für eine solche Erhaltung vorstellbar:

- (1) Häufig nehmen ertrunkene Tiere nach ihrem Tod eine gekrümmte Stellung ein, wobei die Gaster sichelförmig unter den Körper gekrümmt wird. Das Tier gelangt so auf die Sedimentoberfläche und wird eingebettet. Durch diagenetische Prozesse wird der Kopulationsapparat durch die Gaster durchgeprägt. Die überdurchschnittliche Größe und die starke Chitinisierung des Kopulationsapparates sprechen für diese Möglichkeit.
- (2) Das Tier liegt nach dem Absinken mit der Ventralseite auf dem Sediment. Durch relativ geringe bodennahe Strömungen (am Boden eines Maarsees aber sehr unwahrscheinlich) wird die Abdomenspitze angehoben und umgeknickt. Hierdurch gelangt die Dorsalseite des Kopulationsapparates ebenfalls zur Ansicht und zeigt in Richtung des Kopfes.
- (3) Von vielen Insekten ist bekannt, dass sie während des Todeskampfes ihre Genitalien ausstülpen. Demnach könnte dann der Kopulationsapparat zu Beginn der Einbettung in seine dorso-ventrale Position gelangt sein.
- (4) Fäulnisgase könnten die Gaster aufgebläht haben, so dass der Kopulationsapparat absteht. In diesem Falle könnte der Apparat bei der "Landung" auf dem Seeboden umgeklappt sein. Da beim Messelner Exemplar der ganze Apparat zu fehlen scheint, könnte dies auf eine allgemeine "Schwachstelle" am Übergang Gaster-Genitalapparat hindeuten.

Welches Szenario nun stattgefunden hat oder ob noch weitere Prozesse zu einer solchen Einbettung geführt haben könnten, ist schwer zu entscheiden. Da die einzelnen Valvenpaare stark sklerotisiert sind und eine prä- bis postmortale Ausstülpung der Genitalien häufig beobachtet werden kann, werden die Varianten (1) und (3) der Einbettung als wahr-

scheinlicher angesehen.

Interpretation der Befunde

1. Auffälligstes Merkmal des untersuchten Kopulationsapparates ist seine Größe. Mit nahezu 7,7 mm ist er sicherlich eines der relativ größten innerhalb der Formicidae. CLAUSEN (1938) bemerkt aber zu Recht, dass die Größe des Apparates relativ zur Größe des Tieres schwanken kann. Innerhalb der Dorylinae (*Dorylus fulvus*) kann der Kopulationsapparat eine Länge von bis zu 7,5 mm erreichen (SNODGRASS 1941). Damit ist sicherlich ein Maximalwert innerhalb rezenter Angehöriger erreicht. Von den einheimischen Ameisen besitzt *Formica rufa* einen recht kräftigen Kopulationsapparat von immerhin 1,8 mm Länge. Bei allen anderen Unterfamilien der Formicidae bewegen sich die Werte im μ m-Bereich (CLAUSEN 1938; KUTTER 1977). Die Form des Genitalapparates scheint lediglich geringfügig in Länge und Breite zu variieren. So ist er bei *Dorylus fulvus* extrem in die Länge gezogen. Bei *Hypoponera punctatissima* ist er annähernd rundlich und bei Angehörigen der Gattung *Pheidole* ist er kastenförmig (NAVES 1985).
2. Über die Zurückziehbarkeit des Apparates können nur Vermutungen angestellt werden. Bei *Dorylus fulvus* ist der gesamte Apparat in den Körper zurückziehbar, was angesichts seiner Größe sehr bemerkenswert ist. Bei den Ponerinae und Myrmicinae kann der Mechanismus von Tribus zu Tribus unterschiedlich sein. Vermutlich ist die Zurückziehbarkeit abhängig vom Grad der Chitinisierung, weshalb für das Eckfelder Exemplar eine Zurückziehbarkeit unwahrscheinlich ist.
3. Die Form der Sagittae als in die Länge gezogene Stäbe lässt sich auch bei den anderen Unterfamilien erkennen. Bei Angehörigen der Dolichoderinae scheinen sie miteinander verwachsen zu sein (CLAUSEN 1938). Die für die ventrale Seite der Sagittae typischen Zahnreihen konnten nur als geringfügig gezackter Grat nachgewiesen werden. Sie sind aber bei den Formicidae, mit Ausnahme der Dorylinae, überall vorhanden (SCHNEIRLA 1971).
4. Die mittlere Valve setzt sich aus zwei Teilen zusammen, die mit den äußeren Valven verwachsen sind. Inwieweit dies bei dem Eckfelder Männchen auch der Fall gewesen ist, lässt sich nicht genau entscheiden. Die Volsella ist bei allen Formicidae stets vorhanden und weist eine haken- oder stabförmige Form auf. Die Lacinia hingegen ist sehr vielgestaltig oder z.T. ganz reduziert, wie z.B. bei

den Dorylinae (SCHNEIRLA 1971) oder auch innerhalb der Formicinae bei der Gattung *Plagiolepis*.

5. Die äußeren Valven bestehen aus zwei Teilen, der Squamula und dem Stipes. Bei den Formicinae und Dolichoderinae sind beide durch eine deutliche Naht voneinander abgegrenzt. Hingegen ist diese Trennung bei den übrigen Unterfamilien z.T. nur angedeutet (KUTTER 1977) oder fehlt ganz (z.B. bei den Dorylinae: SCHNEIRLA 1971). Dort werden die kompletten äußeren Valven als Stipes bezeichnet.
6. Der Cardo ist nicht überliefert. Lediglich im basalen Bereich des Apparates deutet sich eine rundlich-ovale Struktur an, die als basale Öffnung des Cardo gedeutet werden kann, wenn sie als chitinisierter Ring entwickelt gewesen sein sollte. Ähnlich ist der Cardo bei den Ponerinae, Myrmicinae und Dorylinae ausgebildet. Bei den Formicinae und Dolichoderinae hingegen ist der Cardo als schmaler Ring, dann aber basal konisch verbreitert (WILSON 1955), oder nur als angedeutete Leiste entwickelt.
7. Die Subgenitalplatte ist innerhalb der einzelnen Unterfamilien jeweils charakteristisch entwickelt. Die Formen reichen von rechteckigen, leicht geschwungenen (Formicinae) über spatelförmig verlängerten (Dolichoderinae) bis hin zu dreieckigen Platten (Myrmicinae, Ponerinae). Gemeinsam ist allen eine Zweiteilung in einen stärker und einen weniger stark chitinierten Abschnitt. Der apikale Abschnitt ist meist mehr oder weniger stark behaart.

Phylogenetische Stellung der †Formiciinae - Gibt es neue Hinweise?

Aufgrund der Analyse des Stachelapparates und der Vorderflügel von zahlreichen Exemplaren der Gattung *Formicium* aus der Grube Messel stellte LUTZ (1986) eine eigenständige Unterfamilie für diese nur auf das Eozän beschränkte Gattung auf. Er stellt ihnen die Formicinae als Schwestertaxon gegenüber. In einer phylogenetischen Analyse rezenter Teilgruppen der Formicidae, die auf der Auswertung von über 60 Merkmalen beruht, kommen BARONI URBANI et al. (1992) zu dem Schluss, dass die †Formiciinae als Schwestertaxon aller rezenten Ameisen zu werten sind. Für die von LUTZ (1986) postulierte Position der †Formiciinae wären in der Analyse von BARONI URBANI et al. (1992: 301) mindestens drei weitere Transformationsschritte notwendig. Damit entspräche die kladistische Analyse aber nicht mehr der "most parsimonious reconstruction", die ja das

mögliche Ziel einer jeden Analyse darstellt.

GRIMALDI et al. (1997) modifizierten die Datenmatrix von BARONI URBANI et al. (1992) und gewichteten einige Merkmale neu. Das Ergebnis, im Hinblick auf die phylogenetische Stellung der †Formiciinae, blieb jedoch gleich. In einem letzten Schritt nahmen sie dann letztendlich die Taxa *Aenictogiton*, *Prionomyrmex* und †*Formicium* aus der Analyse heraus, da bei der gleichzeitigen Berücksichtigung fossiler und rezenter Taxa die Auswahl verschiedener Merkmale zu leeren Zellen in der Datenmatrix führte. Es entstand damit das Problem, dass entweder ganze Datensätze aus einer Analyse ausgeschlossen werden mussten, oder aber, dass Fossilien für die entsprechenden Datensätze durchgängig mit einem (?) zu kodieren waren. Hierdurch wurden aber wiederum bestimmte Merkmale automatisch in ihrem phylogenetischen Informationsgehalt implizit erhöht und andere in ihrem ausgehenden Signal potentiell unterdrückt. Bislang wurde in der kladistischen Analyse für derartige Probleme noch keine Lösung gefunden (WÄGELE 2000). Somit bleibt die phylogenetische Position der †Formiciinae innerhalb der Formicidae immer noch unklar.

Die neuen Befunde des Eckfelder *Formicium*-Männchens sind deshalb höchst bedeutsam und bezüglich der Qualität der Erhaltung, denen von Bernstein-Fossilien gleichzusetzen. Die Ergebnisse sind aber dennoch nur bedingt für eine phylogenetische Analyse zu nutzen. Es muss hier angemerkt werden, dass der Kopulationsapparat der Ameisen-Männchen von den ursprünglichen australischen *Myrmecia*, den neotropischen *Ecton*- bis hin zu den hochentwickelten *Formica*-Arten charakteristisch, aber ähnlich entwickelt ist (BARONI URBANI 1968; FORBES 1967). Dabei können die verschiedensten Merkmalsausprägungen immer auf das allgemeine Muster des Kopulationsapparates zurückgeführt werden (FORBES 1967; KRAFCHICK 1959). Lediglich auf Gattungs- und Art-Ebene zeigen sich Unterschiede im Bau der männlichen Kopulationsorgane, die man für kladistische Analysen nutzen kann (u.a. BARONI URBANI 1968; DE ANDRADE & BARONI URBANI 1999; FORBES 1967; KRAFCHICK 1959). KRAFCHICK (1959: 1) bemerkte hierzu treffend: "... a comparable study of the male genitalia ... revealed that the characters of the genitalia do not exhibit the variability present in the external structures Generic subdivisions were ... clearly definable on the basis of the genitalia".

Die Durchsicht der Neufunde aus Messel und Eckfeld, hat in Bezug auf die Frage nach einer möglichen Erhaltung eines Proventriculus (er reguliert

den Nahrungstransport vom Kropf zum Mitteldarm) und der damit verbundenen Ausbildung eines "Sozial-Magens" und der Weitergabe flüssiger Nahrung (Trophallaxis), keine neuen Ergebnisse geliefert. Damit scheinen sich die von LUTZ (1990: 64-65) gemachten Aussagen zu bestätigen, die die Gattung *Formicium* als hochspezialisierte Pflanzenfresser ("Körnersammler") oder gar Pilzzüchter auszeichnen. Speziell innerhalb der Myrmecinae und Ponerinae sind derartige Nahrungsspezialisten vertreten. Aber auch innerhalb der Formicinae finden sich vereinzelt körnersammelnde Taxa (z.B. *Prolasius*, *Melophorus*) (HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Auf Unterfamilien-Ebene lassen sich somit bislang **keine** neuen eindeutigen Synapomorphien finden, die es ermöglichen würden, diese in die Datenmatrix von GRIMALDI et al. (1997) zu integrieren und sinnvoll zu kodieren. Auch die von LUTZ (1986) als mögliche Synapomorphien (z.B. "crowding", Sklerotisierung antero-basaler Bereiche der Flügelmembran, große Stigmenöffnung) genannten Merkmale, sind wohl eher als funktionsmorphologische Anpassungen an den Riesenwuchs zu deuten, womit sie für eine phylogenetische Analyse nicht genutzt werden können.

Hinsichtlich der Ausbildung des Genitalapparates stimmen die Formiciinae mit den Formicinae grundsätzlich überein (siehe S. 141ff.), so dass die vorhandenen Merkmale als mögliche Synapomorphien gewertet werden müssen, auch wenn es in anderen Unter-Familien vergleichbare Ausprägungen gibt. Diese sind aber aufgrund grundsätzlich abweichender anderer Merkmale als Konvergenzen zu werten. Das wohl entscheidende Merkmal, nämlich die Ausbildung einer Acidopore (Synapomorphie der Formicinae) konnte bislang bei den Formiciinae nicht nachgewiesen werden. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass für die Formiciinae eine "chemische Verteidigung" angenommen werden kann, da ihr Stachelapparat nicht mehr zum Stechen geeignet war (LUTZ 1986).

In vielerlei Hinsicht scheint *Formicium* noch recht plesiomorphe Entwicklungszustände zu zeigen. Dennoch scheint es mir gerechtfertigt, aufgrund der neuen Befunde – hier sind vor allem die großen Ähnlichkeiten des männlichen Kopulationsapparates mit dem der Formicinae zu nennen – die †Formiciinae als basale Gruppe der Formicinae zu sehen und sie hier als neue basale **Tribus †Formiciini LUTZ, 1986** einzugliedern, auch wenn das Fehlen einer Acidopore dagegen zu sprechen scheint³.

14.2 Apocrita („Parasitica“)

Wie bereits erwähnt wurde, handelt es sich bei den "Parasitica" um eine paraphyletische Gruppe, für die sich bislang keine Synapomorphien finden ließen. Für eine mögliche Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen, auch innerhalb der Apocrita, können womöglich abgeleitete Merkmale im Verhalten von Bedeutung sein (KÖNIGSMANN 1978a). In der Literatur sind Angehörige dieser Gruppe auch noch unter dem Namen "Terebrantes" (lat. = Bohrer) zu finden, was sich auf ihren bis zu mehrere Zentimeter langen Legestachel bezieht. Dies ist, wie ich finde, eine treffendere Bezeichnung, da sich z.B. auch innerhalb der "Symphyta" (Orussoidea, BURKE 1917), Chrysidoidea, Vespoidea, Apoidea, parasitisch lebende Gruppen befinden (WHITFIELD 1998).

Je nach Autor umfassen die "Parasitica" folgende Über-Familien: Ceraphronoidea, Chalcidoidea, Cynipoidea, Evanioidea, Ichneumonoidea, Megaluroidea, Mymarommatoidae, Platygastroidea, Proctotrupoidea, Stephanoidea und Trigonalioidea.

14.2.1 Ichneumonoidea (Schlupfwespenartige)

Die Ichneumonoidea bilden bei weitem die größte Überfamilie der parasitoiden Hymenopteren. Weltweit dürften über 100000 Arten vorkommen (GAULD & BOLTON 1988). Damit sind sie fast so artenreich wie die Lepidoptera.

Die Monophylie dieser Gruppe ist durch eine ganze Reihe von Synapomorphien gesichert [C basal mit Sc+R verschmolzen, Sternit des 1. Hinterleibsegmentes geteilt, lange Geißelantennen (meist mit mehr als 16 Gliedern) (WAHL & SHARKEY 1993)]. Nach KÖNIGSMANN (1978a) hingegen lassen sich für diese Gruppe keine eindeutigen Synapomorphien finden. Manche Autoren unterscheiden innerhalb dieser Gruppe bis zu sechs Familien (KÖNIGSMANN 1978a: 9), von denen nur zwei, die Ichneumonidae und Braconidae, artenreich und weit verbreitet sind.

Bislang konnten vier Exemplare aus dem Eckfelder Fossilmaterial durch das eindeutige Vorhandensein einer Discocubitalzelle den **Ichneumonidae** zugeordnet werden. Angehörige der Braconidae wurden bislang nicht gefunden.

3. In diesem Zusammenhang wird auf das Fehlen bzw. Vorhandensein einer Metapleuraldrüse (metapleural gland) bei den verschiedenen Tribus der Formicinae hingewiesen. Innerhalb der Unter-Familie ist diese bei den Tribus Oecophyllini (*Oecophylla*) und einigen Gattungen der Camponotini (speziell *Camponotus*) reduziert (HÖLDOBLER & WILSON 1990). Ähnlich könnte es sich bei Angehörigen der Tribus †Formiciini mit der Ausbildung einer Acidopore verhalten.

Fossil sind die Ichneuminoidea mindestens seit der Kreide nachweisbar (HONG 1988).

Ichneumonidae gen. et sp. indet. 1
(Abb. 98, Taf. 17, Fig. b)

Untersuchtes Material: PE_1994/175 a+b, LS (komplett erhaltenes Exemplar); PE_2000/871 a+b, LS; PE_2000/1954, LS .

Maße (in mm) (PE_1994/175): Gesamtlänge 3,9; Flügel 3,4; Mesosoma 1,5; Metasoma 2,7; Femur 0,67; Tibia 0,87.

Beschreibung: Der **Kopf** ist sehr kompakt und war vermutlich stark sklerotisiert (er ist sehr dunkel gefärbt). Die für eine Bestimmung wichtigen Merkmale, wie Mandibeln oder die Form des Clypeus sind nicht erhalten. Eine homonom gegliederte **Antenne** mit einer Anzahl von über 24 Einzelgliedern ist erhalten. Der Scapus ist verlängert und distal etwas verdickt. Der Pedicellus ist eher ringförmig und deutlich kleiner als die nachfolgenden Glieder ausgebildet. Die Länge der einzelnen Antennenglieder ist nicht konstant, sondern sie werden distal deutlich

kleiner (PE_2000/871). Die zweite Antenne liegt sehr stark disartikuliert neben dem lateral eingebetteten Fossil. Das **Mesosoma** ist wie der Kopf stark sklerotisiert gewesen, so dass teilweise einzelne Glieder zu erkennen sind (z.B. Pronotum, Mesopleuron, Mesoscutum). Die Struktur des Propodeum ist nicht genau zu indentifizieren, jedoch scheint es etwas gewölbt zu sein (PE_1994/175). Die **Beine** sind für Ichneumoniden typisch entwickelt. Der Femur ist distal etwas verbreitert. Der Trochanter ist vermutlich zweigeteilt. Die Tibia ist etwa ein Drittel länger als der Femur und zeigt apikal einen deutlichen Tibialsporn. Die **Flügel** sind bei beiden Exemplaren im basalen Bereich nicht erhalten. C und Sc+R liegen dicht aneinander. Das Pterostigma ist gleichmäßig gefärbt und die Querader r-rs entspringt in der Mitte am unteren Ende des Pterostigma. M entspringt ca. auf gleicher Höhe von cu-a. Im Geäder fehlt Rs+M. Die Discocubitalzelle ist deutlich entwickelt (geschlossen, nicht gestielt) und rhomboidal im Umriss. M setzt seitlich am unteren Ende der Queradern 2r-m und 3r-m an. Cu ist nicht deutlich erhalten. Die gesamte Flügelmembran ist mit Mikrotrichien besetzt, die etwas weiter als ihre eigene Länge auseinanderstehen. Die Querader 2m-

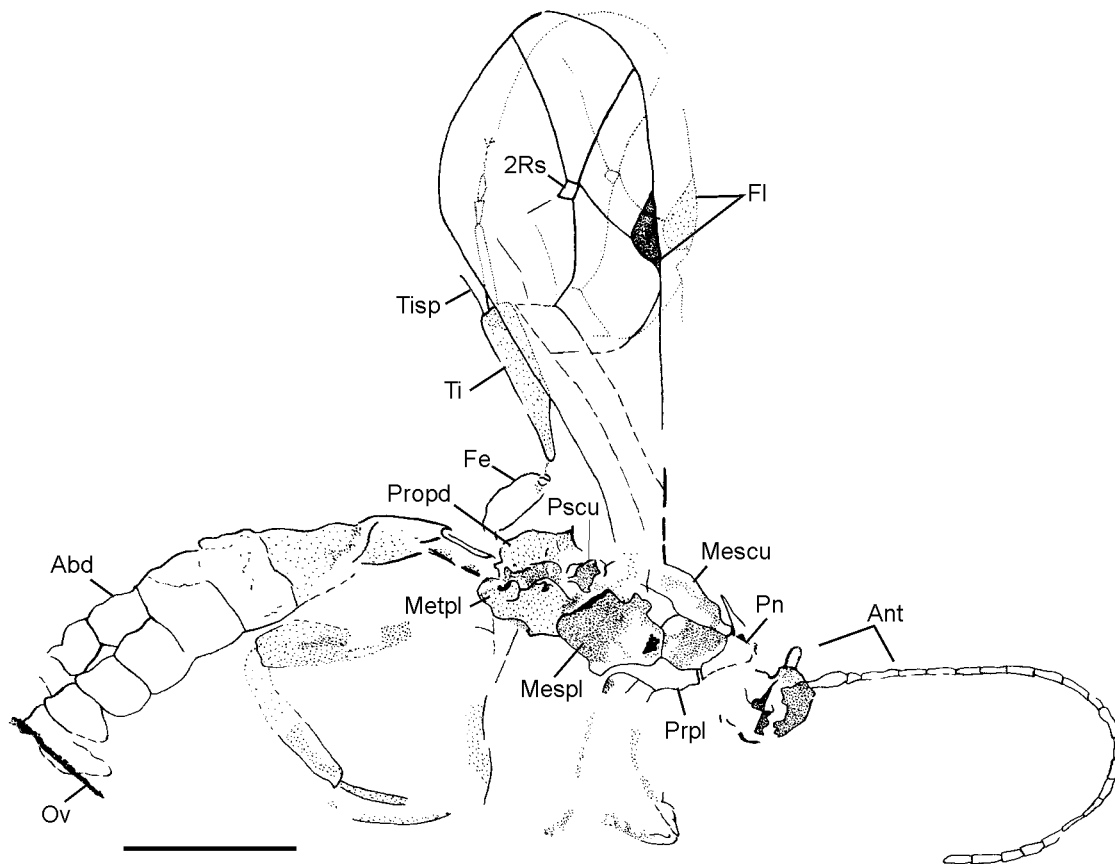


Abb. 98: Ichneumonidae gen. et sp. indet. 1 (PE_1994/175 a+b, LS); vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; M = 1 mm.

cu ist im oberen Bereich mit einer Bulla versehen. Insgesamt sind neun Abdominalsegmente zu erkennen. Das erste Segment des **Metasoma** ist schmal und deutlich verlängert. Die nachfolgenden Segmente sind in ihrer Größe ungefähr konstant. Das letzte Segment ist deformiert und der **Ovipositor** ist nicht komplett erhalten. Seine Reste scheinen quer über dem letzten Segment zu liegen.

Bemerkungen: Aufgrund des eingeschränkten Merkmalinventars ist eine genauere Bestimmung nicht möglich. Die Ausbildung einer nicht gestielten Areola (= Discocubitalzelle) und eines schmalen und verlängerten ersten Abdominalsegments sind bei einer Vielzahl von Unter-Familien der Ichneumonidae vorhanden.

Ichneumonidae gen. et sp. indet. 2
(Abb. 99)

Untersuchtes Material: PE_2000/869, LS (komplett erhaltenes Exemplar); PE_2000/870, LS (komplett erhaltenes Exemplar).

Beschreibung: An beiden Exemplaren sind **Kopf, Meso- und Metasoma** vermutlich stark sklerotisiert gewesen. Jedoch sind besonders am Mesothorax, wie bei Ichneumonidae gen. et sp. indet. 1, keine Details erkennbar. Auch hier ist das erste Segment des Metasomas nicht gestielt. Es ist eher wie bei Angehörigen der Metopiinae oder Eucerotinae ausgebildet (GOULET & HUBER 1993: Abb. 165, 170). Die **Antennen** sind sehr feingliedrig und ca. 3,8 mm lang (PE_2000/870). Die **Flügel** sind bei PE_2000/869 besonders gut erhalten, so dass die Flügeladerung vollständig rekonstruiert werden kann. Sc+R sind miteinander verschmolzen und liegen dicht an C an. Beide Adern scheinen ohne eine Unterbrechung in das Pterostigma (pt) zu münden. Letzteres ist gleichmäßig dunkelbraun gefärbt. Der Metacarpus (R1) geht direkt aus dem Pterostigma hervor. Die Media (M) ist 0,4 mm lang und endet vor dem Pterostigma in Sc+R. M ist confluent mit der Querader cu-a. Cu-a ist stark geschwungen. Rs+M ist nicht komplett ausgebildet, sondern nur noch in Form eines kleinen Restes (Ramulus) erhalten. Die Discocubitalzelle ist in Form eines Fünfecks entwickelt. Die Queradern 2r-m und 3r-m sind etwas weiter als ihre eigene Länge voneinander getrennt und münden in r-rs bzw. Rs. M mündet knapp unterhalb des Apex in den Außenrand. Die Querader 2m-cu ist ohne sichtbare Bullae. Auf der Hälfte ihrer Länge ist sie konvex gebogen. Die gesamte Flügelmembran ist mit Mikrotrichien besetzt, die et-

was weiter als ihre eigene Länge auseinanderstehen.

Bemerkungen: Eine genaue Bestimmung kann auch bei diesen beiden Exemplaren nicht erfolgen. Es handelt sich aber auf jeden Fall um eine andere Art, die sich von der vorhergehenden durch ihre geringere Größe und der Ausbildung der Zelle 2Rs (= 3. Cubitalzelle *sensu* KÖNIGSMANN 1978a) unterscheidet.

Biologie und Systematik der Ichneumonidae: Die Monophylie der Ichneumonidae ist vor allem durch den Besitz einer Discocubitalzelle, die durch die Verschmelzung der Adern 1R1+2R1+1Rs+M entstanden ist, gut begündet (KÖNIGSMANN 1978a). Jedoch ist die systematische Gliederung innerhalb der Ichneumonidae noch voll im Fluss, so dass die Anzahl der Unterfamilien von 25 bis zu 35 von Autor zu Autor wechseln kann (WAHL & SHARKEY 1993). Die enorme Artenanzahl und die unzureichende phylogenetische Bearbeitung der meisten Gruppen, macht eine Zuordnung der Eckfelder Fossilien nahezu unmöglich, weshalb sie auch nur in offener Nomenklatur geführt werden. Die Biologie der Schlupfwespen ist recht gut bekannt. Es handelt sich bei ihnen überwiegend um primäre oder sekundäre Ekto- oder Endoparasiten terrestrischer Insekten (STORCH & WELSCH 1991). Generell scheinen die phylogenetisch älteren Gruppen (u.a. Pimplinae, Tryphoninae) in Bezug auf ihre Wirte biologisch heterogener zu sein. So fehlen z.B. die Tryphoninae in den Tropen, weil ihre Wirte (Blattwespen) eine überwiegend außertropische Verbreitung haben (GUPTA 1986). Phylogenetisch "jüngere" Unterfamilien, haben sich überwiegend als Endoparasite auf Lepidopterenlarven spezialisiert (u.a. Ichneumoninae, Ophioninae, Campopleginae) (GUPTA 1986). Die Lepidopteren stellen somit zweifellos eine Schlüsselgruppe in der Evolution und Radiation der Ichneumonidae dar. Älteste Ichneumonidae dürften aus der Unter-Kreide Chinas stammen (HONG 1988). Aus dem Alt-

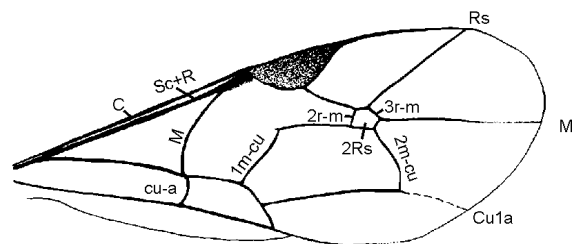


Abb. 99: Ichneumonidae gen. et sp. indet. 2 (PE_2000/869, LS); isolierter Vorderflügel; M = 1 mm.

Tertiär sind sie dann von mehreren Fundstellen, wie Menat (Frankreich), Havinghorst, Enspel (Deutschland), der Fur-Formation (Dänemark) und dem Baltischen Bernstein bekannt (Übersicht siehe RUST 1999).

14.2.2 „Proctotrupeidea“ (Zehrwespen)

Diese Überfamilie ist bislang eine "Sammelgruppe" für eine Reihe schwer einzuordnender Gruppen von Microhymenoptera, da bis heute die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den einzelnen Familien noch nicht geklärt sind (KÖNIGSMANN 1978a). Allgemein werden die Familien Helioridae und die verwandten Proctotrupidae, die Diapriidae, sowie die ebenfalls enger verwandten Scelionidae und Platygastriidae in diese Gruppe gestellt. MASNER (1956) hat für Scelionidae + Platygastriidae die Über-Familie Platygastroidea aufgestellt.

Es handelt sich bei dieser Gruppe um sehr kleine, entweder gedrungene oder auffallend langgestreckte Microhymenopteren. Die meisten Arten haben eine Körpergröße von 1-2,5 mm. Das Flügelgeäder ist meist bis auf wenige Adern reduziert und die Costalzelle kann bei manchen Arten sehr schmal sein (KÖNIGSMANN 1978a).

Biologisch hingegen sind die Zehrwespen eine sehr einheitliche Gruppierung, da sie durchweg als primäre Eiparasiten von Insekten und Spinnen leben. Sie sind weltweit mit mehreren tausend Arten, besonders in den wärmeren Gebieten, verbreitet.

Fossil sind sie bereits seit dem Jura nachzuweisen (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993).

Scelionidae gen. et sp. indet.

(Proctotrupeidea: Scelionidae: Teleasinae?)

(Abb. 100, Taf. 17, Fig. h, i)

Untersuchtes Material: PE_2000/868, LS (komplett erhaltenes Exemplar).

Beschreibung: Das Exemplar ist vollständig und mit einer Länge von 1,89 mm erhalten. Lediglich die Beine liegen etwas unter dem Körper und sind somit nicht komplett zu sehen. Der **Kopf** ist rundlich bis oval und stark sklerotisiert. Die großen Komplexaugen liegen seitlich am Kopf und zeichnen sich durch eine etwas hellere Farbe vom sonst dunkelbraun erhaltenen Kopf ab. Die **Antennen** inserieren nahe dem Clypeus. Die linke Antenne ist vollständig mit sieben Gliedern plus einer unsegmentierten Fühlerkeule erhalten. Die rechte Antenne liegt teilweise disartikuliert neben dem Kopf. Die restlichen Körperteile sind stark sklerotisiert. Eine Skulpturierung ist nur ansatzweise auf dem **Abdo-**

men zu erahnen. Am Ende des Abdomens scheint ein Stück vom Ovipositor durch den Sedimentationsdruck herausgedrückt worden zu sein. **Flügel** sind nicht entwickelt. Von den **Extremitäten** ist nur ein basal verdickter Femur überliefert.

Bemerkungen: Die Zuordnung des Fossils zu den Platygastroidea ist wegen des Mangels an verwertbaren Merkmalen nur als vorläufig zu betrachten. Da es sich hier um einen apterygoten Angehörigen dieser Gruppe handelt, wird eine Zuordnung zu einer gut charakterisierten Untergruppe zusätzlich erschwert. Vom Habitus her, vor allem dem Bau der Antennen, ist eine Zugehörigkeit zu den **Scelionidae** sehr wahrscheinlich.

Biologie und Systematik: Die Scelionidae werden in drei Unterfamilien unterteilt. Die phylogenetisch ursprünglichsten sind die Scelioninae. Sie sind eine reich differenzierte Gruppe tropischer und

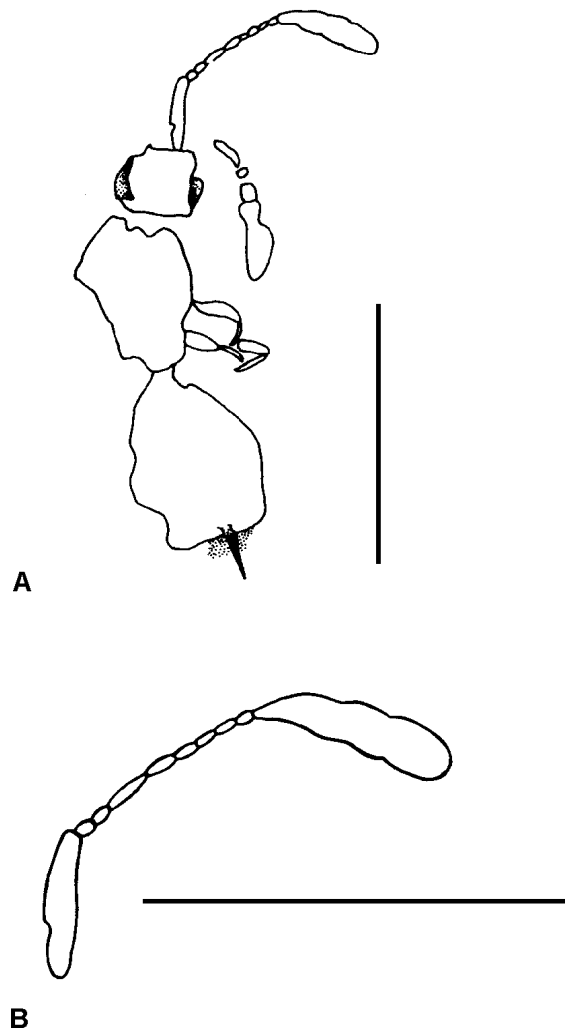


Abb. 100: Scelionidae gen. et sp. indet. (PE_2000/868, LS); A: Habituszeichnung des nahezu vollständigen Exemplares; B: Detail der Antenne; M = 1 mm.

subtropischer Arten, die vor allem in den Eiern von Laub- und Feldheuschrecken und Hemipteren und in den Ekokons verschiedener Spinnen schmarotzen. Die Telenominae parasitieren vornehmlich an Lepidopteren. Die mit den Scelioninae eng verwandten **Teleasinae** entwickeln sich überwiegend in den Eiern von Coleopteren (Carabidae) (MASNER 1976), weshalb in dieser Gruppe auch weitgehend die Flügel reduziert wurden, da ihre Wirte überwiegend bodenbezogen leben. Besonders in der Gattung *Trimorus* sind häufig flügellose Arten zu finden (FOOTS 1947); z.B. *Trimorus pedestre*, die auch habituell und im Bau der Fühler gut mit dem Eckfelder Exemplar übereinstimmt. Die Art ist heute vor allem in Europa und Asien weit verbreitet.

Viele Scelionidae bevorzugen frisch abgelegte Wirtseier zur Eiablage, da auf diese Weise eine enge Synchronisation von Wirt und Parasit sichergestellt wird. Zum Schutz vor Superparasitierung wird in der Regel das Wirtsei mit einem Pheromon gekennzeichnet (MASNER 1976).

Scelionidae haben eine reiche Fossilüberlieferung. Als bislang älteste Funde gelten die Scelionidae aus dem kretazischen Kanadischen Bernstein (CARPENTER 1992). Aus dem Alt-Tertiär sind Angehörige dieser Gruppe auch sehr zahlreich (Übersicht in CARPENTER 1992). Besonders im Baltischen Bernstein gehören sie zu den häufigsten Hymenopteren (BRUES 1940; KÖNIGSMANN 1978a; WEITSCHAT & WICHARD 1998).

15 Diptera (Zweiflügler)

Die Dipteren sind heute, neben den Coleopteren (Käfer), die zweitgrößte Insekten-Ordnung (MCALPINE et al. 1981). Sie haben eine enorme Formenfülle hervorgebracht und nahezu alle tiergeographischen Regionen besiedelt. Dabei haben sie sich eine Vielzahl von ökologischen Nischen erschlossen. Ihr Nahrungsspektrum reicht von Pollenkörnern, Dung, Aas bis hin zur Hämophagie. Auch ein ausgeprägter Endo- und Ectoparasitismus an anderen Arthropoden ist von vielen Dipteren bekannt. Die Brachyceren bilden mit nahezu 92 Familien und etwa 60000 Arten die größte Unter-Familie innerhalb der Dipteren. Die "Nematoceren" umfassen etwa 50 Familien mit 40000 beschriebenen Arten. In den Ablagerungen des Eckfelder Maars sind sie hingegen sehr selten und bislang nur anhand von 26 Funden nachgewiesen. Die Gründe dafür werden an anderer Stelle diskutiert (siehe Kap. 17.3). Im Gegensatz zu anderen Insektengruppen sind die Dipteren und ihre Familien recht gut untersucht (u.a. HENNIG 1973; MCALPINE et al. 1981; ROHDENDORF 1964). Dies bezieht sich nicht nur auf die rezenten Formen, sondern auch eine ganze Reihe von Fossilien (EVENHUIS 1994; KRZEMINSKI & EVENHUIS 2000). Allgemein anerkannt scheint zu sein, dass es sich bei den Diptera um eine monophyletische Gruppe handelt, die sich durch eine ganze Reihe von apomorphen Merkmalen auszeichnet (u.a. BLASCHKE-BERTHOLD 1994; HENNIG 1973; MICHELSEN 1996). Jedoch werden die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Ordnung immer noch kontrovers diskutiert (u.a. WOOD & BORKENT 1989; FRIEDRICH & TAUTZ 1997; YEATES & WIEGMANN 1999). Die klassische Einteilung der Dipteren in "Nematocera" und Brachycera hat sich aber in der Literatur durchgesetzt.

Die ältesten sicheren Dipteren stammen bislang aus triassischen Ablagerungen aus Australien, Frankreich und Virginia (Übersicht in EVENHUIS 1994). Sie können teilweise noch rezent vorkommenden Familien der Nematoceren zugeordnet werden (vgl. FRASER et al. 1996; SHCHERBAKOV et al. 1995). Wahrscheinlich haben sie sich im Perm von einer Teilgruppe der Mecopteren abgespalten (WILLMANN 1989; WOOD & BORKENT 1989: 1336).

15.1 „Nematocera“ (Mücken)

Die "Nematocera" werden meist den Brachycera als Schwestergruppe gegenübergestellt. Bei ihnen handelt es sich aber um eine paraphyletische Gruppe (HENNIG 1973; WOOD & BORKENT 1989). Auch wenn Teilgruppen der "Nematocera", wie z.B. die Culiciden oder Tipuliden als Monophyla ausgewie-

sen sind, bleibt die Frage nach der eigentlichen Schwestergruppe der Brachyceren dennoch ungeklärt. Aussichtsreichste Kandidaten scheinen Angehörige der Tipuliden zu sein (HENNIG 1973; KRZEMINSKI 1992, 1998; OOSTERBROEK & COURTNEY 1995).

15.1.1 Tipulidae (Schnaken)

Die Tipuliden sollen mit nahezu 14000 Arten weltweit verbreitet sein (ALEXANDER & BYERS 1981). Diese Anzahl scheint, wenn man die Limoniiden als Unter-Familie der Tipuliden betrachtet, gerechtfertigt. Grenzt man die Limoniidae jedoch aus, so ist die Artenzahl der Tipulidae (ca. 4000) erheblich geringer als bei den Limoniidae.

Die ältesten Nachweise der Schnaken stammen aus dem Paleozän von Dänemark und Kanada (FREIWALD 1990; WEIGHTON 1980). Jedoch zeigen Angehörige der Tipulomorpha (= *Polyneura sensu* HENNIG 1973) aus der Kreide, dass sich die Tipulidae vermutlich auch schon in dieser Zeit entwickelt haben.

Aus dem Eozän sind Tipuliden bislang nur aus den USA (COCKERELL 1920), dem Baltischen Bernstein (WEITSCHAT & WICHARD 1998) und aus Messel (LUTZ 1990), bekannt.

Tipulidae gen. et sp. indet.
(Abb. 101, Taf. 17, Fig. c)

Untersuchtes Material: PE_2000/844, LS (vollständiges Exemplar); PE_2000/857 a+b, LS (Flügelfragment).

Maße (in mm) (beziehen sich alle auf PE_2000/844, LS): Scapus 0,9; Pedicellus 0,13; Flagomere 0,54; Augendurchmesser 0,67; Femur 10,8; Tibia ~9,45; Flügel 16,9; Haltere 1,62, Abdomensegment (I-IV) 2,16, 1,48, 1,62, 1,62.

Beschreibung: PE_2000/844, LS ist nahezu vollständig erhalten. Das Stück ist bei der Bergung zerbrochen, so dass Thorax und Abdomen auf separaten Gesteinsplatten liegen. Die **Kopfkapsel** wird von den großen Komplexauge fast vollständig eingenommen (erhaltungsbedingt ?). Das Rostrum ist nur an seiner Ansatzstelle schemenhaft überliefert. Die **Antennen** sind nicht ganz vollständig erhalten. Von der linken Antenne sind acht Antennenglieder erhalten. Von der rechten sind Scapus und Pedicellus gut sichtbar. Die Basis eines jeden Antennengliedes ist schmaler und wird von einem Kranz von Sinnesborsten umgeben (Taf. 17, Fig. c), die an den Innenseiten wenige Millimeter länger zu sein

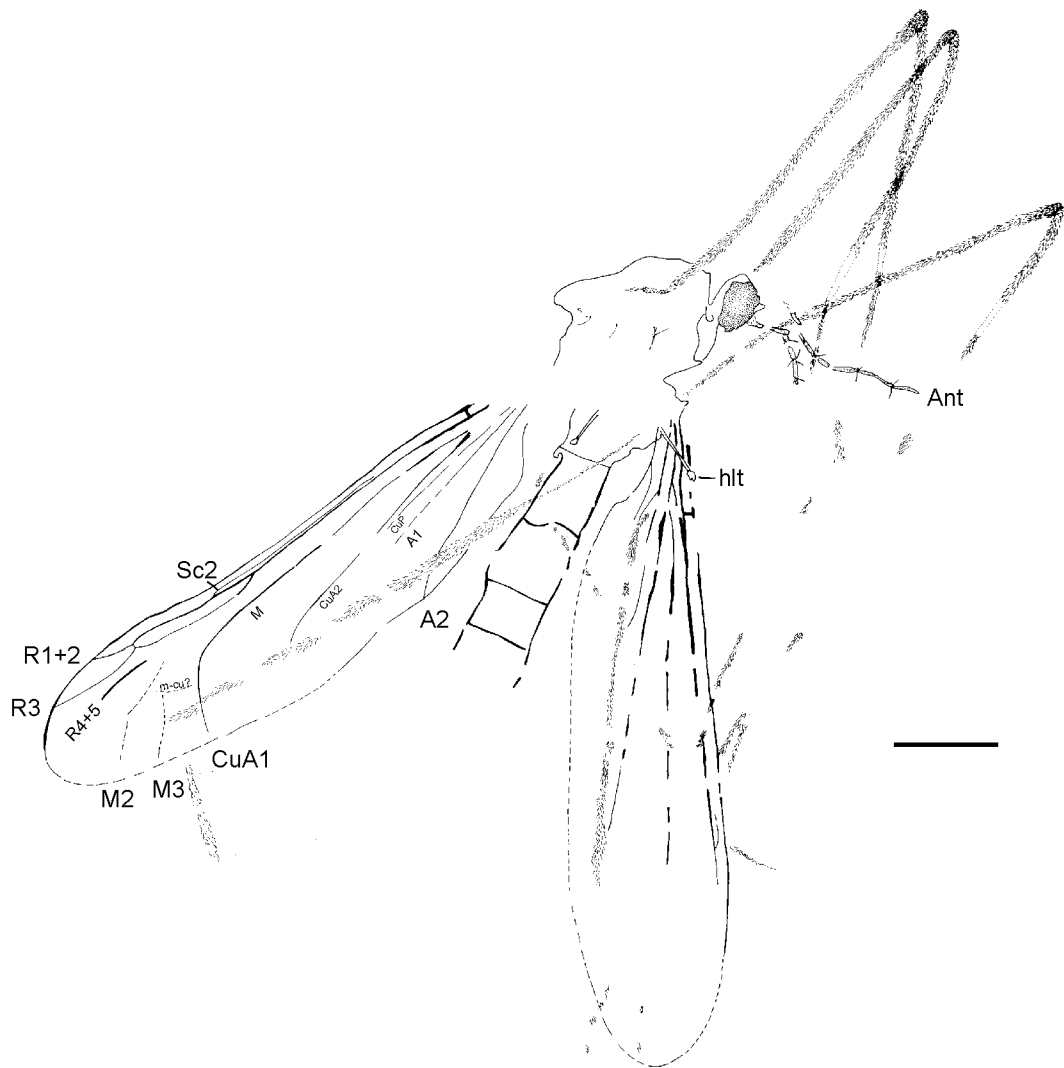


Abb. 101: Tipulidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständiges Exemplar (PE_2000/844, LS); M = 3 mm.

scheinen. Der stark sklerotisierte **Thorax** ist schwarz gefärbt. Von den ersten beiden **Beinpaaren** sind jeweils Femur und Tibia erhalten. Beide sind mit dichten Härchen besetzt. Das letzte Beinpaar ist sehr stark disartikuliert; seine Fragmente liegen um das Abdomen verteilt herum. Die **Flügel** sind nur fragmentarisch erhalten. Die Subsotha (Sc) scheint auf halber Länge von RS in R zu münden. R endet mit drei Ästen im Flügelvorderrand bzw. -apex. CuA1 zeigt einen deutlichen Knick an der m-cu-Querader und mündet danach in den Hinterrand. CuP, A1 und A2 verlaufen parallel zu CuA2. A2 endet nach etwa einem Drittel der Flügellänge in den Hinterrand. Die Halteren sind lang und am Ende verdickt. Vom **Abdomen** sind nur die ersten vier Segmente erhalten.

Bemerkungen: Aufgrund der schlechten Erhaltung der beiden Funde, kann eine generische Zuord-

nung nicht erfolgen. Jedoch sprechen der Verlauf von Sc, CuA und die Ausbildung der Sinnestaster an den Antennenglieder für einen Zugehörigkeit zur Gattung *Tipula*. Sichere Nachweise für diese Gattung stammen aus dem Paleozän von Dänemark (FREIWALD 1990). Für PE_2000/857 a+b, LS kann nur eine eine Zuordnung zur Gruppe der Tipulomorpha erfolgen.

Die Imagines ernähren sich vornehmlich von pflanzlichen Säften und bevorzugen eher feuchte Habitate. Die Larven sind sapro- bis phytophag und entwickeln sich in Kompost, Holzmulm oder feuchter Erde (ALEXANDER & BYERS 1981).

15.1.2 Limoniidae (Stelzmücken)

Limoniiden sind mit Abstand eine der größten Familien innerhalb der Diptera. Sie sind mit ca. 8000 Arten weltweit verbreitet, von denen fünf Unterfa-

milien (Architipulinae, Limoniinae, Eriopterinae, Lechriinae und Hexatominae) auch fossil bekannt sind. Die ältesten Arten reichen bis in die Ober-Trias von Nord-Amerika zurück (KRZEMINSKI 1992). Seit dem Jura sind Limoniiden auch in Europa und Asien nachgewiesen (HANDLIRSCH 1937; ROHDENDORF 1964), jedoch scheinen Angehörige rezenter Gattungen erst seit der Ober-Kreide aufzutreten. Besonders zahlreich sind Limoniiden aus eozänen und miozänen Ablagerungen bekannt (ALEXANDER 1931; STATZ 1944). Eingehender wurden die fossilen Formen der Limoniidae besonders in den letzten Jahren von KRZEMINSKI & TESKEY (1987), KRZEMINSKI & KOVALEV (1988), KRZEMINSKI & ZESSIN (1990), RAYNER & WATERS (1990), KRZEMINSKI & GENTILINI (1992), KRZEMINSKI (1985, 1993), KRZEMINSKI & ANSORGE (1995) und PODENAS (2000) bearbeitet.

Die systematische Stellung der Limoniidae ist bislang noch nicht endgültig geklärt und wird kontrovers diskutiert (u.a. BYERS 1992; STARÝ 1992; WOOD & BORKENT 1989).

Das Eckfelder Exemplar gehört zur Gattung *Dicranoptycha*. Diese ist in zweierlei Hinsicht von Interesse, da sie zum einen einen Verbreitungsschwerpunkt in der Holarktis und der Äthiopis (besonders in der madagassischen Subregion) und zum anderen eine besondere Larvalentwicklung aufweist (WAPPLER 2002).

Dicranoptycha cf. *megaphallus*

(Nematocera: Tipulomorpha: Limoniidae: Eriopterinae)

(Abb. 102, Taf. 17, Fig. d, f)

*cf. 1926 *Dicranoptycha megaphallus* ALEXANDER - *Dicranoptycha* eastern North America: 57.

cf. 1987 *Dicranoptycha megaphallus*. - YOUNG, Revision *Dicranoptycha*: 239-241, Abb. 57-60.

Untersuchtes Material: PE_2000/843 a+b, LS.

Maße (in mm): Gesamtlänge 9,6; Kopfbreite 0,81; Flügel (Länge/Breite) 7,4/1,8; Femur 4,9; Tibia 5,4; Abdomen (Länge/Breite) 6,2/1,35.

Beschreibung: Es handelt sich um ein nahezu vollständig erhaltenes Weibchen in dorsolateraler Einbettung. Am Kopf sind die Komplexaugen und Teile der Antennen erhalten. Vom Thorax sind einzelne Sklerite und beide Flügel mit nahezu vollständiger Flügelladerung überliefert. Das Abdomen ist nur fragmentarisch erhalten. Der **Kopf** sitzt tief am Thorax an. Die lateralen und ventralen Bereiche werden von großen Komplexaugen eingenommen. Die linke Antenne ist nur fragmentarisch erhalten. Sie entspringt deutlich zwischen den Augen. Der Scapus ist zylindrisch und dreimal so lang wie breit. Der stark sklerotisierte **Thorax** ist dunkelbraun gefärbt. Das Pronotum ist sehr kurz. Das Mesonotum ist kräftig gewölbt. Präscutum und Scutum sind deutlich ausgeprägt. Beide **Flügel** sind nahezu vollständig erhalten. Sie erreichen über zwei Drittel der Länge des Abdomens. Auffällig sind vor allem die auf der Costa (C) und dem ersten Radius (R1) besonders dicht stehenden Makrotrichien. Die restlichen Adern tragen nur vereinzelt Trichien. Die Flügelmembran ist gelblich-braun, ohne dunkler pigmentierte Zeichnung. Die Subcosta mündet et-

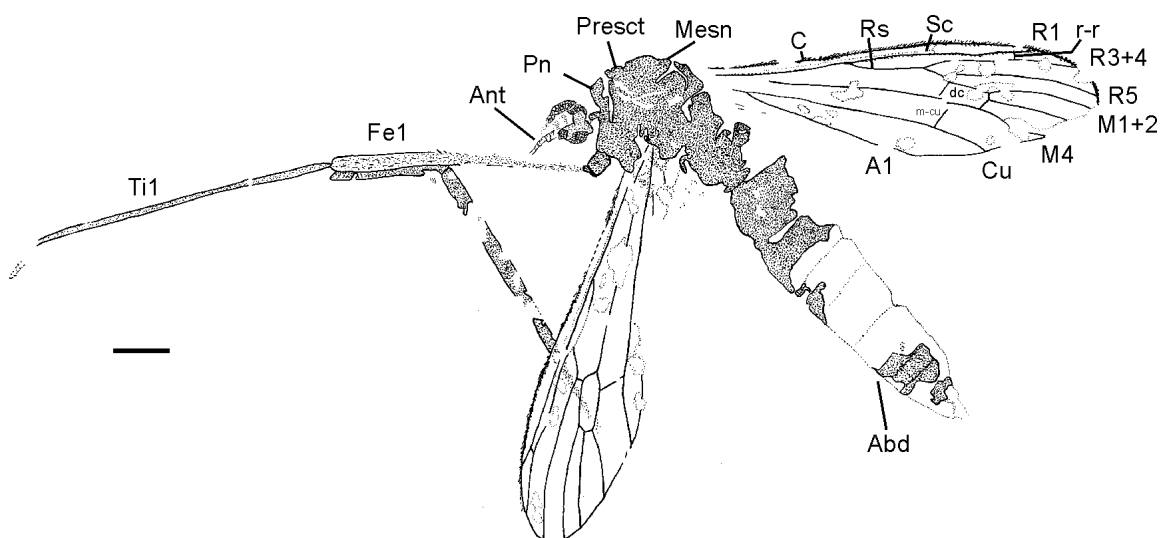


Abb. 102: *Dicranoptycha* cf. *megaphallus*; vollständiges Exemplar (PE_2000/843 a+b, LS); M = 1 mm.

was distal der Gabelung des Radiussektor in C. Die Querader sc-r ist schwach entwickelt und zweigt von der Sc kurz vor deren Einmündung in C ab. R1 mündet ungefähr nach 2/3 der Länge von Radialader R3+4 in C. Die Querader r-r steht wenig distal deren Mitte in R3+4. Rs ist ungefähr halb so lang wie die Radialader R5. Die Diskoidalzelle ist 0,7 mm lang und nahezu rechteckig. Ihr oberer Rand ist ungefähr halb so lang wie die Medialader M1+2. Die Media (M) mündet mit vier subparallelen Ästen (M1+2, M3, M4) in den Flügelrand. Die 0,27 mm lange Querader m-cu steht distal der Gabelung M1+2 / M3+4 (ca. nach einem Drittel der dc-Zellen-Basis) auf M3+4. Der Cubitus verläuft bis zur Einmündung der m-cu-Querader annähernd geradlinig und mündet dann flach sinusförmig in den Flügelhinterrand. Die Analader A1 zweigt im spitzen Winkel von Cu ab und verläuft nahezu gerade zum Flügelhinterrand (im rechten Flügel). Die Analader A2 ist an beiden Flügeln nicht eindeutig erkennbar, da die basalen Flügelhinterränder nicht erhalten bzw. in Richtung Flügelvorderrand umgeschlagen sind. Es sind nur Reste zweier **Beine** erhalten. Das linke Vorderbein ist noch artikuliert und bis einschließlich der Tibia erhalten. Ob es sich bei einem abgetrennten und dislozierten zweiten Bein um Reste des rechten Vorderbeines handelt, ist unklar. Beide Beine sind einheitlich dunkelbraun gefärbt und gleichmäßig fein behaart. Das **Abdomen** ist dunkelbraun gefärbt. Es verjüngt sich in Richtung des Geschlechtsapparates, jedoch sind die Segmente nicht deutlich gegeneinander abzugrenzen.

Bemerkungen: Den 79 fast weltweit verbreiteten, rezenten Arten der Gattung *Dicranoptycha* standen bislang nur sechs fossile Arten gegenüber

(siehe Tab. 6), deren stratigraphische Reichweite von der Ober-Kreide bis ins Miozän reicht. Da für eine genaue artliche Zuordnung der Genitalapparat erhaltungsbedingt nicht verwendet werden kann, werden vor allem Flügeladerung und -färbung zur Bestimmung herangezogen. Die nahezu vollständige Erhaltung der Flügel erleichtert dabei die Zuordnung des Eckfelder Fossils erheblich. Die fossilen Arten *D. electrina* ALEXANDER 1931 und *D. anna* KRZEMINSKI & GENTILINI 1992 scheiden als mögliche Verwandte aus, weil beide eine auffallende Färbung des Flügels zeigen, wie sie auch bei allen rezenten madagassischen Arten zu beobachten ist (YOUNG 1987). Hier ergibt sich für *D. electrina* eine nahezu vollständige Übereinstimmung mit *D. keiseriae* ALEXANDER 1963 aus Madagaskar (YOUNG 1987). Alle anderen *Dicranoptycha*-Arten besitzen eine mehr oder weniger hyaline Flügelmembran. Von den fossilen Arten mit ungezeichneten Flügeln unterscheidet sich das Eckfelder Exemplar deutlich, vor allem durch die abweichende Form der Diskoidalzelle, die Lage von m-cu und die Lage der Gabelung von Rs. Eine engere Verwandtschaft mit einer noch unbeschriebenen Art aus dem oberkreidezeitlichen Burmesischen Bernstein, für die sich Beziehungen zu Angehörigen aus der Orientalis nachweisen lassen, scheidet ebenfalls aus (mündl. Mitt. Dr. W. KRZEMINSKI). Das Eckfelder Exemplar zeigt jedoch hinsichtlich der Lage von m-cu, der Größe und Form der Diskoidalzelle, der Gabelung von Rs und der dichten Behaarung von C, speziell am Flügelapex, die größten Übereinstimmungen mit der rezenten nearktischen Art *D. megaphallus* ALEXANDER 1926. Diese Art ist bislang nur von Virginia, Kansas, Ohio und Florida bekannt (ALEXANDER 1926).

Tab. 6: Übersicht über die fossilen Angehörigen der Gattung *Dicranoptycha* OSTEN SACKEN

Taxa	Alter / Lokalität	Referenz
<i>Dicranoptycha anna</i>	Ober-Miozän (Italien)	KRZEMINSKI & GENTILINI (1992)
<i>Dicranoptycha rottensis</i>	Ober-Oligozän (Rott)	STATZ (1934, 1944)
<i>Dicranoptycha lignica</i>	Ober-Oligozän (Rott)	STATZ (1934, 1944)
<i>Dicranoptycha electrina</i>	Eozän (Baltischer Bernstein)	ALEXANDER (1931); KRZEMINSKI (1985)
<i>Dicranoptycha cf. megaphallus</i>	Mittel-Eozän (Eckfeld), rezent in Nord-Amerika	ALEXANDER (1926); diese Arbeit
<i>Dicranoptycha europaea</i>	Ober-Kreide (England)	ZEUNER (1941); KRZEMINSKI (1993)
<i>Dicranoptycha</i> sp. nov.	Ober-Kreide (Burmesischer Bernstein)	mündl. Mitt. Dr. W. KRZEMINSKI

Biologie: Über die Biologie der rezenten *Dicranoptycha*-Imagines ist recht wenig bekannt. Bislang wurden lediglich Exemplare (vornehmlich Weibchen) bei der Aufnahme von Nektar beobachtet (ALEXANDER 1919). *Dicranoptycha*-Larven entwickeln sich, im Unterschied zu den vornehmlich semiaquatisch lebenden Larven aller anderen Gattungen der Tribus Limoniini, in den obersten Zentimetern des Auflagehumus in dichter Bodenstreu (ALEXANDER 1919; YOUNG 1987). Hier ernähren sie sich saprophag. Die terrestrische Lebensweise der Larven könnte ein plesiomorphes (= ursprüngliches) Merkmal sein, das von den Stammgruppenvertretern der Limoniidae übernommen wurde. Dass sich auch die Larven der nicht näher verwandten Gattung *Cladura* (Erioterini) terrestrisch, und hier sogar in relativ trockenem Boden, entwickeln (YOUNG 1987: 270), wäre demnach als abgeleitet zu werten.

Phylogenie und Zoogeographie: Betrachtet man die zoogeographische Verbreitung der Gattung *Dicranoptycha*, so fällt auf, dass sie in der Holarktis und der Äthiopis ihre größte Diversität hat (Nord-Amerika: 23 sp., Madagaskar: 22 sp., Asien: 17 sp., restl. Afrika: 8 sp., Europa: 5 sp., Mittel-Amerika: 3 sp., Indien: 1 sp.). In Süd-Amerika und Australien fehlen sie völlig (YOUNG 1987). Dies legt den Schluss nahe, dass Arten der Gattung *Dicranoptycha* schon vor dem Auseinanderbrechen der Nordkontinente, von einem bisher unbekannten Zentrum (Eurasien?) diese besiedelt haben. Unterstützt wird diese Hypothese auch durch die Fossilfunde aus Europa, die einen deutlichen Bezug zu Arten der Äthiopis und Nearktis zeigen. Von Eurasien(?) ist vermutlich schon sehr früh ein Zweig in

die Äthiopis, speziell nach Madagaskar, eingewandert. Dies ist mit großer Wahrscheinlichkeit vor der mittleren Kreide geschehen, da Madagaskar ab der Ober-Kreide vom afrikanischen Kontinent bereits getrennt gewesen ist (SCOTSE 1997). Ein anderer Zweig besiedelte die Nearktis, deren Besiedlung zumindest vom Paleozän bis ins Oligozän? von Europa aus möglich war (STRAUCH 1970, STORCH & SCHAARSCHMIDT 1992). Botanische Funde belegen für diesen Zeitraum ein tropisch-subtropisches Klima (MANCHESTER 1999).

15.1.3 Chironomidae (Zuckmücken)

ARMITAGE et al. (1995) schätzen, dass die Chironomiden weltweit mit ca. 15000 Arten verbreitet sind. Sie besiedeln nahezu alle Frischwasser-Biotope und zeigen dabei ein weites Spektrum von Anpassungen an die verschiedenen Lebensräume. Sogar an elektrolytarmer Süßwasser, Meereswasser oder gar kalte Gletscherseen haben sich die Zuckmückenlarven angepasst (OLIVER 1981). Abgesehen von Angehörigen der Orthoclaadiinae, deren Larven zuerst terrestrisch leben, sind alle übrigen Vertreter mit ihren holometabolen Entwicklungsstadien an die aquatische Lebensweise angepasst. Alle Imagines sind geflügelt und leben terrestrisch. Fossil lassen sich Chironomiden bis in den Lias zurückverfolgen (u.a. ANSORGE 1999; KALUGINA 1993).

Im Eckfelder Material ließen sich bislang nur zwei Puppen-Exuvien und unterschiedliche Typen von Larvalgehäusen nachweisen (insgesamt 8 Exemplare). Imagines fehlen bislang gänzlich.

Untersuchtes Material: Exuvien: PE_1990/580, LS; PE_1997/50, LS; Köcher: PE_1990/284, LS; PE_1990/969 a+b, LS; PE_1990/1005 LS; PE_

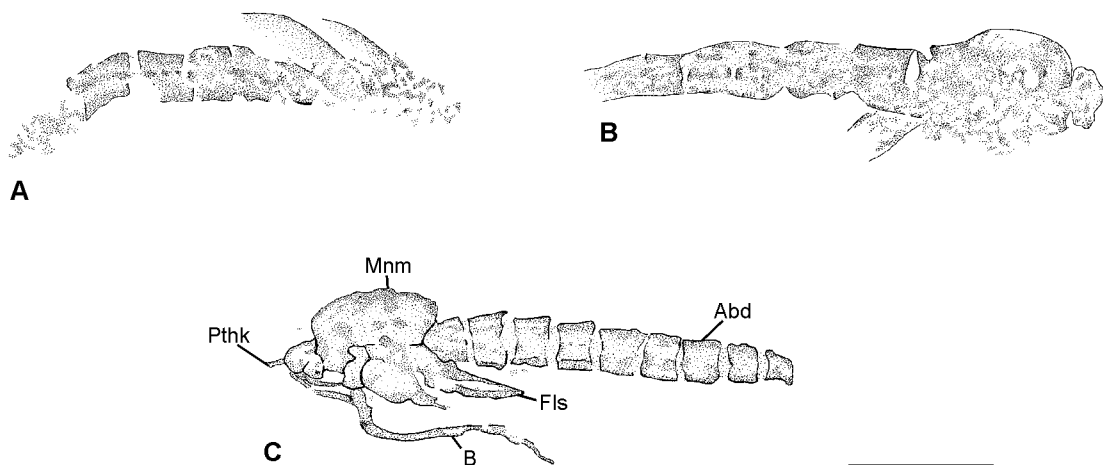


Abb. 103: Chironomiden-Exuvien - fossil und rezent; A: vollständig erhaltene Exuvie mit Flügelscheiden (PE_1990/580, LS); B: vollständig erhaltene Exuvie (PE_1997/50, LS); C: *Microspectra athrofaceata* (Exuvie einer rezenten Chirononiden); M = 1 mm.

1990/1014 a+b, LS; PE_1992/387, LS; PE_2000/774 a+b, LS; PE_2000/775, LS; PE_2000/776 a+b, LS.

15.1.3.1 Exuvien

Die beiden Exuvien (Abb. 103) sind nahezu vollständig erhalten. Besonders deutlich sind bei einem Exemplar (PE_1990/580, LS) die Flügelscheiden, mit kräftiger entwickelter Costa, zu sehen. Der Cephalothorax ist bei PE_1997/50, LS stark gewölbt (Taf. 17, Fig e) und 0,81 mm lang. Mögliche Prothorakalhörner sind nicht zu erkennen. Möglicherweise ein Hinweis auf ein sauerstoffreiches Gewässer. Das Abdomen ist bei beiden Tieren nicht vollständig erhalten, zeigt aber eine deutliche Segmentierung und scheint dorsoventral abgeflacht zu sein. Aufgrund eines sehr ähnlichen Habitus können beide Exemplare unter Vorbehalt zu den **Orthocladiinae** gestellt werden. Hier bestehen große Übereinstimmungen mit den Gattungen *Riocricotopus* und *Micropsectra*. Beide kommen nahezu weltweit vor und sind Bewohner des Litorals.

15.1.3.2 Chironomiden-Köcher ?

Die Larvengehäuse zeigen eine stark gebogene Form (Abb. 104, Taf. 17, Fig. g). Baumaterialien sind vor allem grobe Sedimentpartikel (Quarz), aber auch Glimmer und organische Substanzen. Die Gehäuse zeigen keine besonderen Verschlussmembranen oder -deckel. Manche Typen gleichen auch Köchern der Trichopteren (siehe auch Kap. 16.4; Köchertyp IV). Für die hier zu den Chironomiden gestellten Köcher, bestehen Ähnlichkeiten zu Köchern der Trichopteren-Familie **Psychomyiidae** (u.a. *Tinodes*). Aufgrund der Größe und Form der Köcher sowie der Erhaltung der beiden Exuvien werden sie aber nur unter Vorbehalt zu den **Orthocladiinae** gestellt (vgl. Köcher der Gattung *Cricotopus*). Die Köcher werden rezent häufig angeheftet an Schilf im Litoralbereich von Seen gefunden (mündl. Mitt. Dr. W. RISS).

Biologie und Paläoökologie: Die Chironomiden entwickeln sich innerhalb ihres Lebenszyklus vom Ei zur Larve über ein kurzes Puppenstadium zum fortpflanzungsfähigen Imago. Die "reife" Puppe schwimmt zum Ende ihres Lebenszyklus zur Wasseroberfläche, damit die Imago schlüpfen kann. Danach finden sich die Zuckmücken in der Regel in Schwärmen zur Paarung zusammen. Nach der Paarung legen die Weibchen die Eier normalerweise an der Wasseroberfläche ab. Während des Puppenstadiums nehmen die Tiere generell keine Nahrung auf. Sauerstoff wird über die ganze



Abb. 104: Unbestimmtes Larvengehäuse einer Chironomidae (Zuckmücke) (PE_1990/1014 a+b, LS); M = 1 mm.

Körperoberfläche und die sogenannten Prothorakalhörner aufgenommen (WICHARD et al. 1995). Diese fehlen an Tieren in sauerstoffreichen Gewässern, an im Meerwasser lebenden Gruppen und an terrestrischen Puppen (THIENEMANN 1954). Besonders aber die Chironomiden haben sich an ein Leben auch unter nahezu anoxischen Bedingungen eingestellt. So konnte für *Chironomus plumosus* festgestellt werden, dass die Larven bei Sauerstoffmangel in eine Art "Stasis" fallen und somit solche Perioden bis zu 205 Tage überdauern können (NAGELL & LANDAHL 1978).

Aufgrund der Anpassung an bestimmte Biotope, ist diese Tiergruppe besonders gut für die Charakterisierung der Seeentwicklung geeignet (HOFMANN 1988; RESH & ROSENBERG 1984). Dies Bezieht sich vor allem auf rezente Systeme, kann aber auch mit Einschränkungen auf paläoökologische Fragestellungen angewandt werden (HILTERMANN 1968; HOFMANN 1988). Nach HOFMANN (1988: 501) dokumentieren die Chironomiden die ökologischen Veränderungen während der Seeentwicklung. Aufgrund der Sauerstofftoleranz bestimmter Gruppen im Profundal lassen sich Rückschlüsse auf die O₂-Konzentration im Hypolimnion am Ende einer Stagnationsphase machen (siehe Abb. 105). Für pleistozäne Ablagerungen lassen sich gute Ergebnisse erzielen (HOFMANN 1988). Inwieweit dies auch auf tertiäre Ökosysteme anwendbar ist, müssen spezielle Untersuchungen zeigen. Erste Ansätze sind bei RICHTER & BAZIO (2002) dargestellt.

15.1.4 Bibionidae (Haarmücken)

Bibioniden sind mit ca. 700 Arten weltweit verbreitet. Damit repräsentieren sie eine kleine Gruppe innerhalb der Dipteren. Fossil stellen sie hingegen mit nahezu 350 beschriebenen Arten eine sehr große Gruppe dar (EVENHUIS 1994). Ihre Blütezeit und ihr

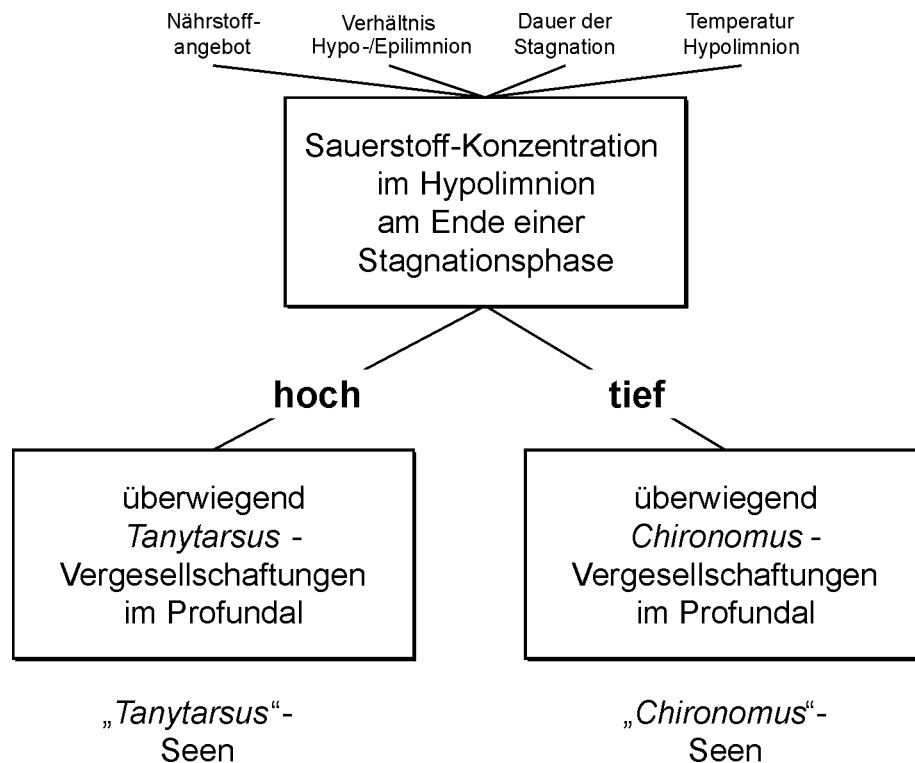


Abb. 105: Einfluß der verschiedenen Faktoren auf die Sauerstoff-Konzentration im Hypolimnion am Ende einer Stagnationsphase, eines periodisch geschichteten Sees und deren Auswirkung auf die Chironomiden-Vergesellschaftungen im Profundal (nach HOFFMANN 1988).

Verbreitungsmaximum scheinen die Bibioniden an der Wende Paläogen/Neogen gehabt zu haben (HARDY 1981). Zu dieser Zeit sind sie stellenweise eine der dominierenden Insektengruppen in den jeweiligen Taphozönosen (LUTZ 1996; STATZ 1943, WEDMANN 1998, 2000). Dabei stammt ein erster sicherer Nachweis für diese Gruppe bereits aus der Kreide (KRZEMINSKI 1992; PETERSON 1975). Speziell aus dem Eozän liegen bislang nur wenige Funde vor (HANDLIRSCH 1906-1908; HARRIS 1983; SCUDDER 1890: 583-586).

Plecia sp. indet.

(Nematocera: Bibionomorpha: Pleciinae)

(Abb. 106, Taf. 18, Fig. a)

Untersuchtes Material: PE_1992/398 a+b, LS (unvollständig erhaltenes Exemplar); PE_2000/845, LS (Flügel).

Maße (in mm): erhaltene Flügellänge 4,6; Abdomenlänge 2,7; Femurlänge 0,9; Tibiallänge 1,2; Tarsus (I-V) 0,5, 0,27, 0,27, 0,16, 0,16.

Beschreibung: Der Flügel ist nur fragmentarisch erhalten, aber wichtige diagnostische Merkmale sind erhalten. C ist mit Makrotrichen besetzt. Sc

verläuft parallel zu R1 und mündet etwas nach der Hälfte der Flügellänge in C. RS ist 2-ästig (R2+3 und R4+5). R2+3 ist kurz und verläuft mehr oder weniger vertikal. M ist einfach und gabelt sich ca. 0,4 mm nach r-m. CuA1 ist nur relikitär erhalten. Die Flügelmembran ist dunkelbraun ("rauchig") gefärbt. Bei PE_1992/398 a+b, LS ist der Thorax stark gewölbt. Das Abdomen nur noch in Resten vorhanden. Die Hinterbeine sind gut erhalten. Die Femora sind leicht verdickt. Die Tibien tragen apikal einen Dorn. Das letzte Tarsalglied besitzt eine einfache Krallen.

Bemerkungen: Beide Exemplare sind nicht gut erhalten, so dass eine generische Zuordnung nur unter Vorbehalt erfolgen kann. Jedoch sprechen vor allem der 2-ästige RS und die dunkelbraun gefärbte Flügelmembran (ein Merkmal, das COLLNESS & MCALPINE 1991: 748 für *Plecia* nennen) für eine Zugehörigkeit zu den Pleciinae. Innerhalb der Pleciinae erweist sich unter anderem der Verlauf von R2+3 als wichtiges diagnostische Merkmal (HARDY 1981). Ein kurze und mehr oder weniger horizontaler Verlauf von R2+3 ist eher charakteristisch für die Gattung *Plecia*. In der Gattung *Penthetria* ist R2+3 horizontal gerichtet und länger. Bei *Hesperinus* (Hesperininae) ist RS zwar auch 2-ästig ausgebildet, jedoch unterscheidet sich hier der Verlauf

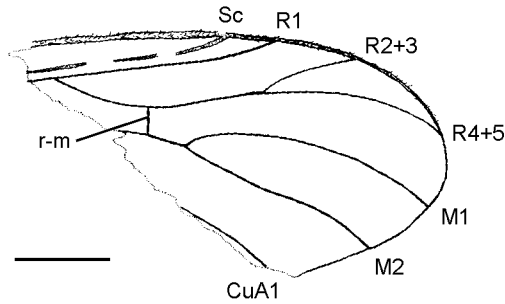


Abb. 106: *Plecia* sp. indet.; Flügelfragment (PE_2000/845, LS); M = 1 mm.

von R4+5 deutlich von dem der Pleciinae. Merkmale wie z.B. Genitalapparate oder Vordertibien, die eine Artunterscheidung zulassen würden, sind bei den Fossilien nicht erhalten.

Biologie und Paläoökologie: Die Biologie der Bibioniden ist recht gut untersucht (HARDY 1945, 1981). Die Larven ernähren sich vornehmlich von absterbendem Pflanzenmaterial und leben in feuchten Böden. Sie tragen nicht unwesentlich zur Humusbildung bei. Die Imagines hingegen ernähren sich eher von Pflanzensäften. Nach HARDY (1981) werden bislang drei Unter-Familien (Bibioninae, Pleciinae und Hesperininae) innerhalb der Bibioniden unterschieden, denen sich auch alle Fossilien zuordnen lassen. Die verschiedenen Gattungen der Bibioniden zeigen ein klares Verbreitungs-Spektrum, was eine deutliche Anpassung an verschiedene Klimate widerspiegelt. So fehlt die Gattung *Plecia* in Europa heute völlig, und hol- bzw. nearktisch ist sie nur mit einer geringen Anzahl von Arten vertreten (HARDY 1981). Sie dominiert dagegen aber in den Tropen (HARDY 1981). Für die Gattung *Biblio* hingegen liegt der Verbreitungsschwerpunkt deutlich in der Holarktis (COLLNESS & MCALPINE 1991). Diese Separation lässt sich vor allem auch für paläoökologische Fragestellungen nutzen (WEDMANN 1998, 2000). Jedoch sollte für gesicherte Aussagen eine ausreichende Datenbasis vorliegen. Die Eckfelder Exemplare lassen in diesem Zusammenhang freilich nur eine eingeschränkte Interpretation zu, unterstützen aber die bisherige Annahme eines subtropisch bis tropischen Klimas in Mitteleuropa im Eozän.

15.1.5 Mycetophiloidea (Pilz-, Gall- und Trauermücken) ?

Angehörige der Mycetophiloidea (*sensu* HENNIG 1973) gehören zu den eher unscheinbaren Insekten. Es handelt sich meist um wenige Millimeter große, schwarze oder braune Mücken mit mehr oder weni-

ger stark behaarten Flügeln. Diese Gruppe ist mit über 3000 beschriebenen Arten weltweit verbreitet (MCALPINE et al. 1981). Ihre größte Verbreitung hat sie in der Holarktis. Die systematische Stellung der Mycetophiloidea, speziell die Familienzugehörigkeit innerhalb der Gruppe, wird kontrovers diskutiert. Nach Meinung der meisten Autoren umfassen sie die Familien Mycetophilidae, Sciaridae und Cecidomyiidae.

Fossil sollen sie schon seit der Ober-Trias nachgewiesen sein (HENNIG 1954). Sichere gibt es aber erst seit der Ober-Kreide (Kanadischer Bernstein) (VOCKEROTH 1981). HENNIG (1973: 33) erwähnt einen Angehörigen der Cecidomyiidae aus dem Libanesischen Bernstein (Unter-Kreide). Speziell im tertiären Bernstein sind die Mycetophiloidea mit über 250 Arten zu finden (MEUNIER 1904), die sich ausnahmslos rezenten Gruppen zuordnen lassen.

Untersuchtes Material: PE_1993/304, LS.

Beschreibung: Beim dem Fund handelt es sich nur um einen fragmentarisch erhaltenen Flügel (Abb. 107). Auffälligste Merkmale sind die dicht mit Mikrotrichien besetzte Flügelmembran und die sehr kräftig entwickelte Costa. Ferner ist die Media nur einmal gegabelt und endet mit zwei Ästen im Apex. R4+5 ist ungegabelt. Parallel dazu verläuft vermutlich R1?. Der Cubitus ist vermutlich wie R gegabelt und mündet mit den beiden Ästen, CuA1 und CuA2 in den Flügelhinterrand.

Bemerkungen: Eine genauere Bestimmung des Flügels wird durch die fragmentarische Erhaltung sehr erschwert. Doch die deutliche Gabelung der Media macht eine Zugehörigkeit zu den Mycetophiloidea sehr wahrscheinlich. Dies ist ein Merkmal, das bei den Mycetophiloidea im Grundbauplan vorhanden ist, aber bei einzelnen Angehörigen z.T. nur

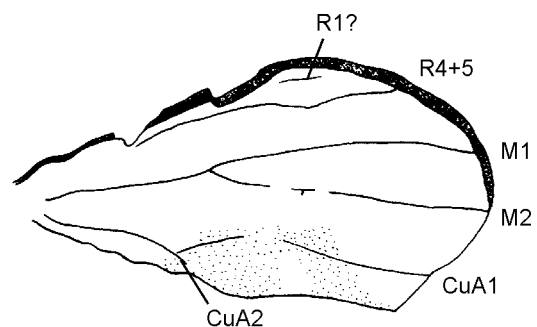


Abb. 107: Mycetophiloidea indet.; Flügelfragment (PE_1993/304, LS); M = 1 mm.

noch schwach entwickelt ist. In Verbindung mit der gegabelten Cu, die beim Eckfelder Exemplar jedoch sehr weit distal liegt (ähnliche Ausbildung bei Vertretern der Mycetophilidae), hat der Flügel große Ähnlichkeit mit der Gattung *Pseudosciara* (Sciaridae). Hier liegt die Cubitus-Gabelung aber deutlich weiter proximal. Rezent ist die Gattung *Pseudosciara* nur mit einer Art in Florida verbreitet (STEFFAN 1981). Die Larven der Mycetophiloidea entwickeln sich vornehmlich in verrottenden Pflanzenmaterial, Pilzen oder Exkrementen. Die Imagines bevorzugen tagsüber allgemein eher dunkle, feuchte Habitate.

15.2 Brachycera (Fliegen)

Die Monophylie der Brachyceren ist recht gut gesichert (WOODLEY 1989; YEATES et al. 2002). Jedoch erweist sich die Unterteilung der einzelnen Teilgruppen als schwierig, da eine Vielzahl von Begriffen und Namen in den letzten Jahren in die Literatur eingebracht wurden, die sich bei genauerer Betrachtung als Synonyme herausgestellt haben. Im folgenden wird dem phylogenetischen System gefolgt, welches von WOODLEY (1989) herausgearbeitet worden ist.

Bei den Exemplaren aus dem Eckfelder Maar handelt es sich größtenteils nur um Einzelfunde, so dass eine genauere Bestimmung in den meisten Fällen nicht möglich ist.

Die ältesten sicher als Brachyceren zu identifizierenden Fossilien stammen aus dem unteren bis mittleren Jura von Sibirien, China und England (Übersicht in EVENHUIS 1994). Es handelt sich vor allem um mehrere Gattungen der Rhagionempidiidae und Bombyliidae. Die von KRZEMINSKI (1992) als älteste bekannte Brachychere aus der Trias beschriebene Gattung *Alinka*, konnte in der Zwischenzeit mit einiger Sicherheit der ausgestorbenen Nematoceren-Familie Procramptonomyiidae zugeordnet werden (FRASER et al. 1996; SHCHERBAKOV et al. 1995). Auch für die aus der Trias von Australien bekannten Gattung *Crosaphis*, musste die Zugehörigkeit zu den Brachycera revidiert werden (FRASER et al. 1996). Vielmehr handelt es sich hier um Angehörige der Anisopodidae („Nematocera“).

15.2.1 Tabanidae (Bremsen)

Die Tabaniden sind mit ca. 3000 Arten weltweit verbreitet. Lediglich aus der Antarktis, Hawaii, Grönland und Island sind sie bislang nicht bekannt. Über ihre Biologie ist recht viel bekannt, da sie aufgrund ihrer Lebensweise Überträger vieler Krankheiten sind, vor allem bei Säugetieren, aber auch bei Reptilien und bei Amphibien (KRINSKY 1976). Die weiblichen Imagines aller rezenten Arten sind fast

ausnahmslos Blutsauger. Die Männchen hingegen können nur Pollen zu sich nehmen oder saugen Pflanzensäfte. Die Larven leben räuberisch im Humus, Schlamm oder Wasser (HENNIG 1973; PECHUMAN & TESKEY 1981).

Die Fossilüberlieferung der Bremsen ist nicht sehr artenreich, womöglich eine Auswirkung ihrer doch terrestrischen Lebensweise. EVENHUIS (1994) listet lediglich 15 Arten auf. COCKERELL (1921) beschrieb bislang den ältesten Angehörigen der Tabanidae aus dem Grenzbereich Eozän/Oligozän auf der Isle of Wight. Doch auch aus dem Baltischen Bernstein und der Grube Messel sind einige Funde gemeldet worden (LUTZ 1990; WEITSCHAT & WICHARD 1998; eigene Untersuchungen). Kretazische Funde, wie sie von HONG (1982) beschrieben wurden, stellten sich als Angehörige der Tettigarctidae (Cicadoidea) heraus. Dennoch belegen die Fossilfunde, die sich ausnahmslos rezenten Gattungen zuordnen lassen, dass sich die Gruppe bereits zum Ende des Mesozoikum entwickelt haben muss.

Die Tabaniden bilden zweifellos ein monophyletisches Taxon, das sich durch eine Reihe von abgeleiteten Merkmalen (z.B. Fehlen der Mandibeln bei den Männchen) auszeichnet (MACKERRAS 1954).

Tabanidae sp. indet.

(Brachycera: Tabanidae: Chrysopsinae?)

(Abb. 108)

Untersuchtes Material: PE_1992/459, LS (Flügel).

Beschreibung: Der Flügel ist fast vollständig erhalten und ca. 9,1 mm lang. Die von dorsal erhaltenen Bereiche des Thorax sind nur noch fragmentarisch überliefert und lassen keine weitere Aussagen zu. Am Flügel fällt am ehesten die auffällige Farbgebung auf, die in Form von zwei unterbrochenen Bändern exsagittal über den Flügel läuft. Sc und R1 verlaufen parallel und münden nach etwas mehr als der Hälfte der Flügellänge in den Vorderrand. R2+3 entspringen relativ nahe der Flügelbasis. R4 und R5 stehen sehr weit auseinander, so dass R4 fast im rechten Winkel auf R5 steht. Die Media endet mit drei Ästen im Hinterrand. Die Discoidalzelle (dc) ist 2,7 mm lang. Die Querader r-m verläuft nahezu senkrecht und ist wenig mehr als um ihre eigene Länge distal der ersten Gabelung von M positioniert. CuA2+A1 fusionieren nahe des Flügelhinterrandes. Das Analfeld ist sehr breit. Die Alula ist groß.

Bemerkungen: HENNIG (1954) wies bereits dar-

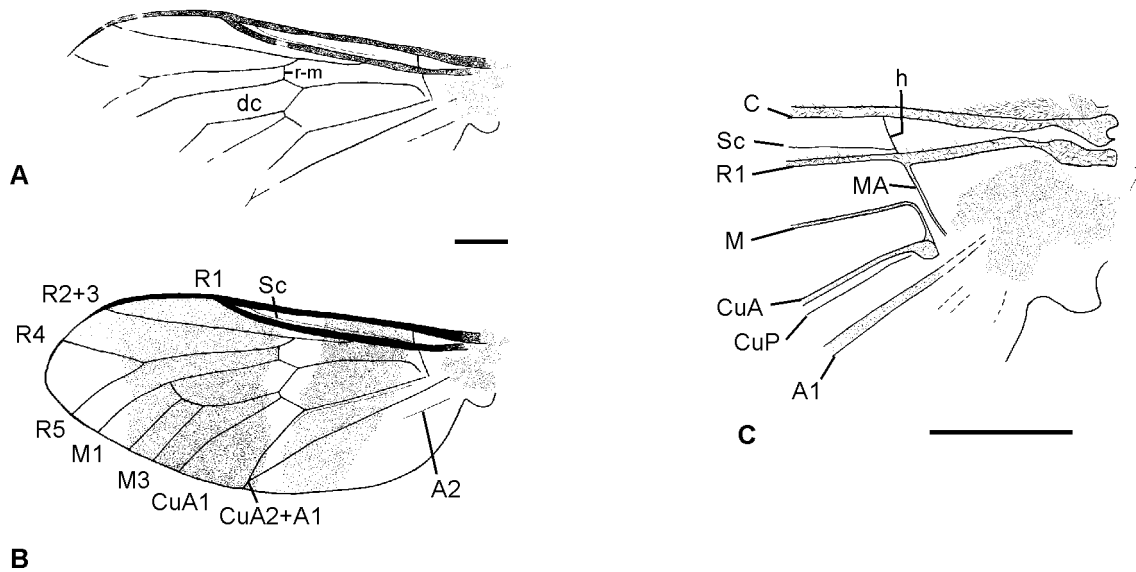


Abb. 108: Tabanidae sp. indet.; Vorderflügel (PE_1992/459, LS); A: erhaltenes Flügelfragment; B: Rekonstruktion des gesamten Flügels; C: Flügelbasis; M = 1 mm.

auf hin, dass es äußerst schwierig ist, Tabaniden-Flügel mit einer eher plesiomorphen Merkmalsausprägung, von denen anderer Brachyceren-Familien zu unterscheiden. Dennoch stimmt der Flügel in allen erkennbaren Merkmalen mit denen rezenter Tabaniden überein. Besonders aber in der breiten "Öffnung" zwischen R4 und R5 und dem Verlauf und der Lage von r-m. Für eine genauere Bestimmung wären aber Kenntnisse über die dolchartig umgebildeten Mundwerkzeuge, und den Bau der Antennen notwendig. Bei letzteren ist das äußerste Glied meist abgeplattet und arttypisch gezähnt. Zieht man jedoch die Flügefärbung mit in Betracht, so ergeben sich große Übereinstimmungen mit Angehörigen der Gattung *Chrysops*, bei denen ebenfalls zwei Exsagittal-Farbbänder über den Flügel laufen. Dies ist insofern von Interesse, als es sich bei dem von COCKERELL (1921) beschriebenen Fossil aus dem Eozän von England ebenfalls um einen Angehörigen dieser Gattung handelt.

15.2.2 Asilidae (Raubfliegen)

Asiliden sind mit über 5000 beschriebenen Arten weltweit verbreitet. Ihre größte Diversität haben sie, wie viele Insektengruppen, jedoch in den Tropen (HULL 1962). Fossil sind Asiliden sehr artenreich überliefert. EVENHUIS (1994) listet nahezu 60 Arten aus 27 Gattungen auf. Die ältesten Angehörigen stammen aus der Unter-Kreide der Santana-"Formation" (GRIMALDI 1990) und dem Jura von England (BRODIE 1845). Aus dem Eozän liegen von mehreren Fundstellen, vornehmlich in den USA und in Europa, Funde vor (u.a. CARPENTER 1992), die

aber ausnahmslos ausgestorbenen Gattungen angehören. Ab dem Oligozän hingegen lassen sich die Fossilien ausschließlich nur noch rezenten Gattungen zuordnen.

Die Lebensweise der Imagines und Larven ist recht gut untersucht (HULL 1962). Im allgemeinen lauern die Asiliden-Imagines unbeweglich auf einem Zweig oder am Boden auf vorbeifliegende Insekten. Die Beute wird dann in der Luft mit dem zu einem Korb ausgebreiteten Raubbeinen ergriffen und mit dem spitzen Stechrüssel rasch getötet und ausgesaugt. Die Larven leben vornehmlich räuberisch in zerfallendem Pflanzenmaterial und erbeuten dort Larven und Puppen anderer Insekten (HULL 1962; WOOD 1981). Einige Larven sind auch als Ectoparasiten bekannt (HSIA 1949).

Das Flügelgeäder der Asiliden ist im wesentlichen sehr einheitlich und meist nur wenig modifiziert. Jedoch zeigen sich einige Besonderheiten im Verlauf von R2+3 und der Ausbildung von m-cu, die teilweise sogar ganz reduziert sein kann. Charakteristisch für die Eckfelder Exemplare ist der offene Verlauf der ersten radialen Flügelzelle (r1), die in dieser Ausbildung nur bei den beiden Unterfamilien Dasypogoninae und Leptogastrinae vorhanden ist (COLLESS & MCALPINE 1991; HSIA 1949).

Die phylogenetische Stellung der Asilidae ist nicht ganz gesichert, da für diese Gruppe bislang keine eindeutige abgeleiteten Merkmale herausgearbeitet wurden. Doch bilden sie womöglich eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft (HENNIG 1973; HULL 1962; WOOD 1981).

Dasypogoninae gen. et sp. indet. 1
(Brachycera: Orthorrhapha: Asilidae: Damalini)
(Abb. 109)

Untersuchtes Material: PE_1992/335, LS
(Kopf und Flügel).

Maße (in mm): erhaltene Flügellänge 6,8;
Kopfbreite 1,9; Antennenlänge 1,62.

Beschreibung: Der Flügel ist nahezu vollständig. Lediglich Bereiche des Flügelvorderrandes und des Apex sind nicht erhalten. R ist 4-ästig, M ist 3-ästig. Die Querader r-m zeigt leicht schräg nach hinten und liegt sehr weit distal. Die Discoidalzelle (dc) ist 2,63 mm lang und im Vergleich zu anderen Angehörigen der Asilidae mehr horizontal liegend. M3 und CuA1 konvergierend und laufen proximal spitzwinkelig aufeinander zu. CuA2+ A2 fusionieren nahe des Flügelhinterrandes. Die Alula ist recht groß und gut erhalten. Vom Körper sind nur Fragmente erhalten, aber der Kopf ist nahezu komplett überliefert. Die Augen sind groß, aber Zwischenraum ist deutlich eingekerbt. Ocellen sind nicht erkennbar. Die Antenne besteht aus drei Segmenten, wobei das letzte Glied sehr lang und haarartig entwickelt ist (ähnlich ausgeprägt auch bei den Gattungen *Aireina*, *Lophurodamalis*, *Lasiodamalis* und *Damalis*).

Bemerkungen: Die hier beschriebene Form weist große Ähnlichkeiten mit Arten der Dasypogoninae auf. Vor allem die distal sitzende und nach hinten verlaufende Querader r-m ist in dieser Aus-

bildung nur bei den Gattungen *Aphamartania*, *Aireina* und *Cerdistus* ausgeprägt. In Kombination mit der Gestalt des dritten Antennensegmentes gleicht das Eckfelder Exemplar der Gattung *Aireina*. Diese ist bislang nur mit einer Art aus der Orientalis, speziell aus dem indomalayischen Raum, bekannt (HULL 1962: 62).

Dasypogoninae gen. et sp. indet. 2
(Brachycera: Orthorrhapha: Asilidae: Dasypogonini)
(Abb. 110)

Untersuchtes Material: PE_2000/858 a+b, LS (fast vollständig erhaltenes Exemplar, aber stark pyritisiert).

Maße (in mm): erhaltene Flügellänge 8,8; erhaltene Gesamtlänge 18,22; Kopfbreite 3,4; Antennenlänge 1,35; Ocellendurchmesser 0,4; Thoraxlänge 4,3; Femur 4,7; Tibia 4,65.

Beschreibung: Das Exemplar ist fast vollständig erhalten. Die Flügel sind nur fragmentarisch überliefert. R ist 4-ästig und r1 ist nicht geschlossen. Der Kopf zeigt zwei groß entwickelten Komplexaugen mit einem deutlich eingekerbtem Zwischenraum. Auf dem Gegendruck sind drei große Ocellen auf einer Art Ocellarhügel in der Kerbe zwischen den Augen zu erkennen. Die Antennen sind dreigliedrig. Der Thorax ist stark gewölbt und in lateraler Ansicht nahezu rechteckig. Das Abdomen ist nur noch in Resten vorhanden. Die erhaltenen Bereiche sind schlank und sie zeigen deutliche Einschnürung

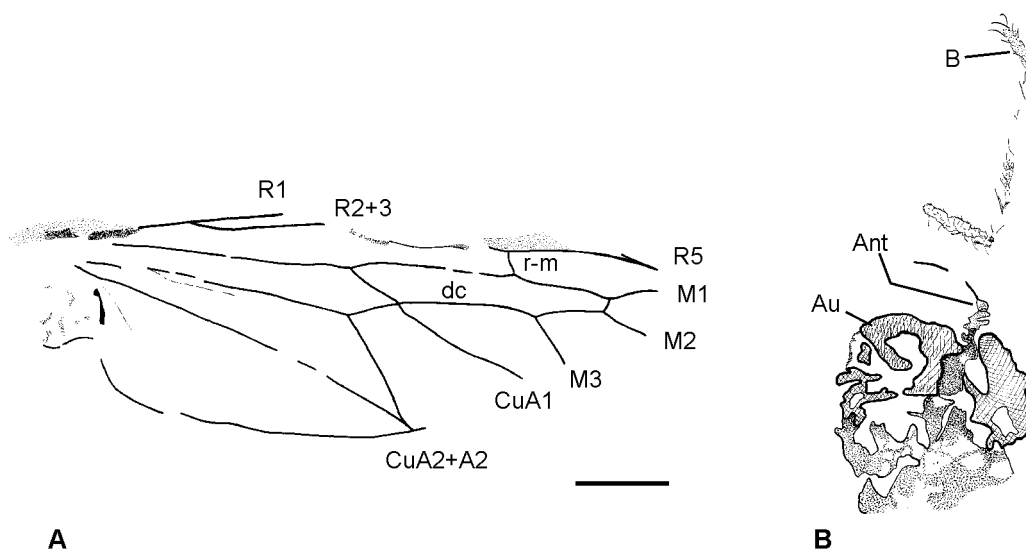


Abb. 109: Dasypogoninae gen. et sp. indet. 1; Flügel- und Kopffragmente (PE_1992/335, LS); A: Flügelfragment; B: Kopf mit großen Komplexaugen und erhaltenen Antennenfragmenten; M = 1 mm.

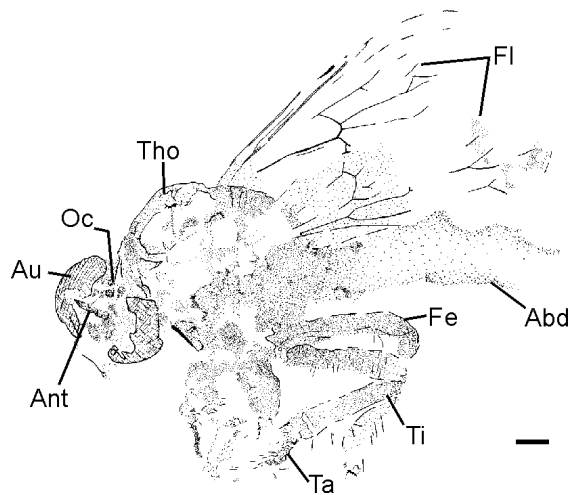


Abb. 110: Dasygogoninae gen. et sp. indet. 2; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar (PE_2000/858 a+b, LS); Ocellen hier sehr gut erhalten; M = 1 mm.

im basalen Bereich. Die Hinterbeine sind schlank, und dicht behaart bzw. bedornt. Die Tibia endet mit einem apikalen Dorn. Das letztes Tarsalglied ist nur fragmentarisch erhalten.

Bemerkungen: Auffälligstes Merkmal der hier beschriebenen Form ist sicherlich seine Größe. Solch große Formen sind heute vornehmlich in den Tropen zu finden (COLLESS & MCALPINE 1991). Daneben sprechen die nicht geschlossene Flügelzelle (r1) und die apikal bedornte Tibia für eine Zugehörigkeit zu den Dasygogoninae und hier speziell zur Tribus Dasygogonini. Das eingeschränkte Merkmalsinventar lässt in diesem Fall keine genauere Diagnose zu. Nach HULL (1962: 222) beinhaltet die Tribus ca. 50 Gattungen, die nahezu weltweit verbreitet sind.

Leptogastrinae gen. et sp. indet.
(Brachycera: Orthorrhapha: Asilidae)
(Abb. 111)

Untersuchtes Material: PE_2000/859 a+b, LS (nahezu vollständig erhaltenes Exemplar).

Maße (in mm): Flügellänge 6,8; erhaltene Gesamtlänge 11,5; Kopfbreite 1,89; Thoraxlänge 2,83; Femur 2,56; Tibia ~2,83.

Beschreibung: Das Exemplar ist lateral eingebettet und nahezu vollständig erhalten. Der rechte Vorderflügel ist bis auf den Analbereich komplett. R1 und R2+3 verlaufen parallel zueinander. R2+3 ist ungegabelt. Die erste radiale Flügelzelle (r1) ist

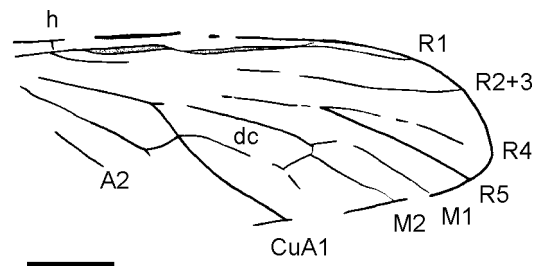


Abb. 111: Leptogastrinae gen. et sp. indet.; Vorderflügel (PE_2000/859 a+b, LS); M = 1 mm.

nicht geschlossen. R ist 4-ästig und M 3-ästig. Die Discoidalzelle (dc) ist 1,89 mm lang und verläuft mit ca. 32° geneigt. M3 und CuA1 entspringen in einem Punkt. A2 ist relativ kräftig entwickelt. Die Komplexaugen sind deutlich ausgebildet und durch eine breite Furche voneinander getrennt. Das Eutonotum des Thorax ist hoch aufgewölbt. Die Hinterbeine sind kräftig entwickelt. Die Vorderbeine sind nur noch relikitär erhalten. Das Abdomen ist auch nur noch in Resten erhalten, aber deutlich gelängt und schlank im Umriss.

Bemerkungen: Aufgrund der offenen ersten Flügelzelle kann eine Zugehörigkeit zu den Unterfamilien Asilinae und Laphriinae ausgeschlossen werden. Ein deutlicher apikaler Dorn an der Tibia ist auch nicht erkennbar, so dass das Fossil unter Vorbehalt zu den Leptogastrinae gestellt wird. Eine genauere Zuordnung hierin ist jedoch schwierig, da Details von Abdomen und Tarsalgliedern nicht erhalten sind. Habitus, Größe und Flügeladerung des Fossils sprechen aber für eine Zugehörigkeit den Gattungen *Psilonyx* oder *Leptogaster*, die beide einander sehr ähnlich sind und sich im wesentlichen nur durch die Ausbildung der dritten medianen Flügelzelle (m3) unterscheiden (HULL 1962: 301). Bei *Leptogaster* ist der basale Bereich von m3 leicht gestielt. *Leptogaster* ist bereits schon aus dem Oligozän mit zwei Arten bekannt (EVENHUIS 1994). *Psilonyx* hingegen ist fossil bislang nicht belegt. Rezent ist die Gattung fast weltweit, aber nur mit wenigen Arten verbreitet (Nearktis: 1 Art; Neotropis: 3 Arten; Paläarktis: 2 Arten; Orientalis: 1 Art).

15.2.3 Bombyliidae (Wollschweber) ?

Die rezenten Bombyliidae sind mit ca. 4500 Arten weltweit verbreitet. Auffälligste Merkmale sind, neben der gedrungenen Körperform und der starken Behaarung, die reich geäderten Flügel (M1 endet deutlich entfernt von der Flügelspitze in den Hinterrand und M3 fehlt völlig, 4-5 hintere Flügelzellen, dc vorhanden, Analzelle offen oder geschlossen),

die in der Ruhestellung abgespreizt getragen werden und ein mehr oder weniger zurückziehbarer Rüssel (HENNIG 1973). Die Imagines der Wollschweber leben ausschließlich als Nektarsauger. Die Larven hingegen entwickeln sich überwiegend parasitisch und ernähren sich von den Larven oder Puppen anderer holometaboler Insekten oder den Eigelegen bestimmter Acridoidea (HULL 1973).

Fossil sind sie lediglich mit 52 Arten vertreten (EVENHUIS 1994). Der älteste Nachweis dieser Gruppe stammt mit der Gattung *Paleoplatypygus* aus dem Jura von Sibirien (EVENHUIS 1994). Das übrige Fossilmaterial kommt vorzugsweise aus dem Baltischen Bernstein (HENNIG 1966) und oligozänen bis miozänen Sedimentablagerungen der USA und Europas.

Untersuchtes Material: PE_2000/860 a+b, LS.

Bemerkungen: Das Fossil ist nur sehr fragmentarisch erhalten (Taf. 18, Fig. c). Die Flügel und Extremitäten sind nicht überliefert. Dennoch spricht der Gesamthabitus mit seiner gedrungenen Körperform, dem langen Rüssel und einer kräftigen Körperbehaarung für die Zugehörigkeit zu den Bombyliidae. Für gesicherte Angaben müssen aber weitere und besser erhaltene Funde abgewartet werden.

15.2.4 Empididae (Tanzfliegen)

Rezente Tanzfliegen sind mit über 3000 Arten weltweit verbreitet (EVENHUIS 1994). Ihre größte Verbreitungsdichte liegt im Gegensatz zu anderen Dipteren-Familien nicht in den Tropen, sondern in den gemäßigten Regionen (BARRACLOUGH & LONDT 1985). Eine Bestimmung allein über das Flügelgeäder ist nicht möglich, da die Gruppe sehr vielgestaltig ist. Die Imagines sind überwiegend insectivor. Dennoch können einige Gruppen mit ihrem langen Rüssel auch Nektar von Blüten aufnehmen. Die Larven sind rein insectivor und besiedeln aquatische bis terrestrischen Habitate.

Bekannt sind die Tanzfliegen besonders für ihr Paarungsverhalten. In bestimmten Situationen überbringen die Männchen den Weibchen "Hochzeitsgeschenke" in Form kleiner Insekten oder Seidenge-spinne, um das Weibchen anzulocken oder die Kopulation auszudehnen (CHVÁLA 1976; STEYSKAL & KNUTSON 1981).

Fossil sind Tanzfliegen recht häufig in Bernstein-Inklusen zu finden. Sie bilden dort eine der reichsten Diptereengruppen. Bislang sind über 130 Arten bekannt. Älteste Formen sind bereits aus jurassischen Ablagerungen in Deutschland und England nachge-

wiesen (EVENHUIS 1994). Der einzig bekannte mesozoische Angehörige der Empidinae (*Empis orapaensis*) wurde von WATERS (1989) aus der frühen Kreide von Botswana beschrieben.

Nach HENNIG (1973) ist die Monophylie dieser Gruppe nicht mit Sicherheit begründet, da noch keine eindeutigen autapomorphen Merkmale der Empididae bekannt sind. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass einige Arten näher mit den Dolichopodidae (Langbeinfliegen) verwandt sind als andere. Deshalb wird auf eine genauere systematische Einordnung des vorliegenden Fundes verzichtet.

Empididae sp. indet.

(Brachycera: Empididae)

(Abb. 112, Taf. 18, Fig. b)

Untersuchtes Material: PE_2000/862 a+b, LS (vollständiges Exemplar).

Maße (in mm): Flügelänge 3,24; Gesamtlänge 5,67; Thoraxlänge 1,48; Tergite (I-VIII): 0,4, 0,54, 0,54, 0,6, 0,54, 0,27, 0,15, ~0,09; Antennenlänge 0,67; Femur 1,48; Tibia 1,48.

Beschreibung: Das Exemplar ist vollständig erhalten und wurde lateral eingebettet. Der **Kopf** ist rundlich-oval. Die Antennen sind 3-gliedriger. Das proximale Antennenglied ist kegelförmig verbreitert. Am unteren Ende des Kopfes ist eine lange Struktur zu erkennen, die aufgrund ihrer Position und Ausbildung als Rüssel gedeutet wird. Der **Thorax** ist leicht gewölbt, ansonsten sind keine weiteren Strukturen erkennbar. Die **Beine** sind lang und mit zahlreichen kräftigen Haaren besetzt. Beide **Flügel** liegen direkt über dem Thorax übereinander, was die Interpretation des Geäders erheblich erschwert. Sc mündet ca. auf Höhe der Discoidalzelle in den Vorderrand. R ist 4-ästig und R4+5 gabelt sich etwas distal der Flügelmitte dichotom. M ist 2-ästig. CuA1 entspringt nahe der Basis und mündet parallel zu M in den Hinterrand. Die Flügelmembran schimmert in rot bis grünmetallischen Farben und ist nahezu komplett mit Mikrotrichien besetzt. C ist mit einigen Makrotrichien besetzt. Das **Abdomen** ist nahezu komplett erhalten, aber postmortal etwas auseinandergedrückt. Es lassen sich aber alle einzelnen Segmente erkennen. Die Vordere Segmente sind von gleichbleibender Größe, werden apikal aber immer schmaler und kleiner.

Bemerkungen: Eine eindeutige Zuordnung in eine der bestehenden Unterfamilien der Tanzfliegen ist trotz der guten Erhaltung des Fossils nicht mög-

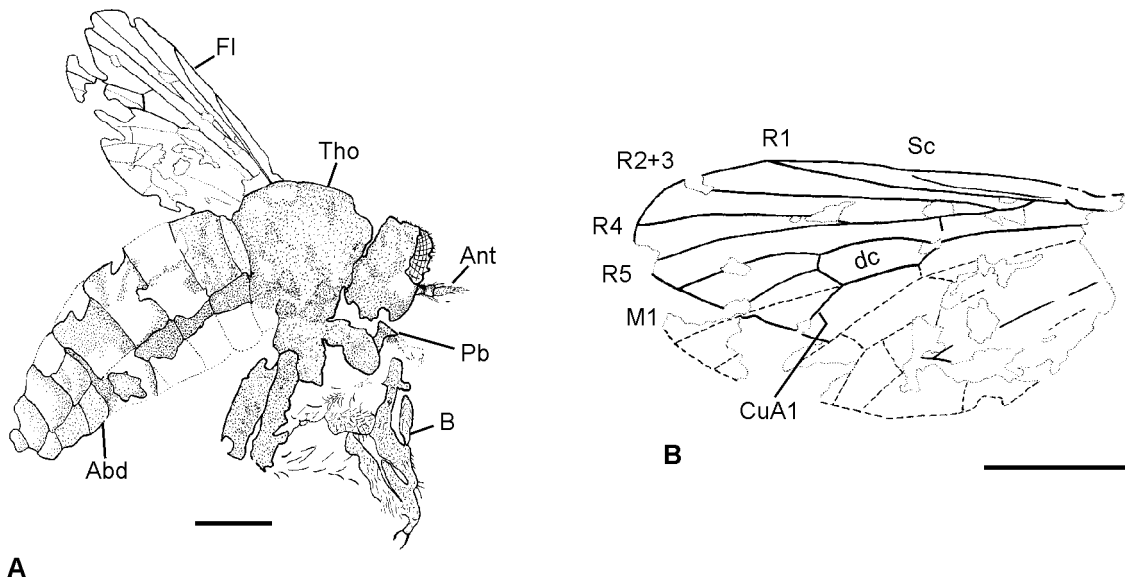


Abb. 112: Empididae sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar (PE_2000/862 a+b, LS); A: Gesamthabitus; B: Vorderflügel; M = 1 mm.

lich. Jedoch lassen sich gewisse Einschränkungen machen. Aufgrund des gegabelten R4+5 kommen nur noch Angehörige der Unterfamilien Hemerodromiinae, Brachystomatinae, Clinocerinae und Empidinae in Frage. Bei all diesen Taxa liegt aber der Gabelpunkt von R4+5 sehr weit distal, im Gegensatz zum Eckfelder Fossil, wo er sich ca. auf Höhe der Mitte der Discoidalzelle befindet. Bei allen übrigen ist R4+5 ungegabelt (STEYSKAL & KNUTSON 1981). Auch die Form der Mundwerkzeuge und Antennen lässt keine weitere Eingrenzung zu, da bei allen Gruppen neben ausgesprochen langrüsseligen Formen ebenso Tiere mit kurzen, dolchartigen Mundwerkzeugen vorkommen können. Auch hier müssen weitere Funde abgewartet werden, die eine genauere Bestimmung zulassen. Dennoch erlaubt dieser Fund einige paläoökologische Aussagen, da sich die Empididae vorwiegend an schattigen Orten mit hoher Luftfeuchtigkeit aufhalten, Bedingungen, wie sie an bewaldeten Seen oder anderen Gewässern vorherrschen.

15.2.5 Syrphidae (Schwebfliegen)

Den ca. 6000 rezent bekannten Arten der Syrphiden, stehen ca. 100 fossil bekannte Arten gegenüber (EVENHUIS 1994). Der älteste Fund stammt aus kreidezeitlichem sibirischen Bernstein (KOVALEV 1979). Die weitaus meisten Funde jedoch wurden aus paläogenen Sedimentablagerungen Nordamerikas und Europas beschrieben. Zahlreich und in sehr guter Erhaltung treten sie hier besonders im Baltischen Bernstein (WEITSCHAT & WICHARD 1998)

und den Ablagerungen der Ølst- und Fur-Formation auf (RUST 1999).

Rezent sind Syrphiden weltweit verbreitet. Jedoch weichen Angehörige der Schwebfliegen auf der Südhalbkugel, speziell neotropische und athiopische Arten, in ihrem Körperbau erheblich von den auf der Nordhalbkugel lebenden Arten ab (BASTIAN 1986: 72).

Auffälligstes Merkmal der Schwebfliegen ist neben ihrer wespenähnlichen Körperfärbung, vor allem das Flügelgeäder, das eine hinten und vorne blind endende Scheinader zwischen der dritten und vierten Längsader aufweist, die auch als "vena spuria" bezeichnet wird. Sie ist jedoch nicht immer deutlich ausgebildet. Ein weiteres charakteristisches Merkmal ist der von den Adern gebildete "zweite Flügelhinterrand", der \pm parallel zum tatsächlichen Flügelhinterrand verläuft und auch bei Fossilien meist gut zu sehen ist.

Die Imagines der Schwebfliegen sind hauptsächlich Blütengäste, die sich von Pollen und Nektar ernähren. Die Larven zeigen diesbezüglich ein größeres Spektrum, das von einer saprophagen, phytophagen bis carnivoren (aphidiophage) Lebensweise reicht. Einzelne Gattungen sind so speziell an ihre Umwelt angepasst, dass sie sogar in stark belasteten Gewässern überleben können (z.B. die "Rattenschwanz-Larve" der "Mistbiene" *Eristalis tenax*).

Eine letzte systematische Bearbeitung, sowohl rezenter als auch fossiler Arten, erfolgte durch HULL (1949). Heute werden die Syrphiden allgemein in drei Unterfamilien unterteilt, die vermutlich aber

nicht alle als monophyletische Gruppen angesehen werden können (VOCKEROTH & THOMPSON 1987).

Syrphidae sp. indet.

(Brachycera: Syrphidae: Syrphinae?)

(Abb. 113, Taf. 18, Fig. d, e)

Untersuchtes Material: PE_2000/861, LS (vollständiges Exemplar).

Maße (in mm): Gesamtlänge 8,4; Kopf 1,5; Mesothorax 1,6; Scutellum 0,4; Abdomen 4,5; Flügelänge 5,4; Antenne 0,67.

Beschreibung: Das Fossil ist nahezu vollständig erhalten und dorsoventral eingebettet. Der rechte **Flügel** liegt wie in Ruhelage dorsal über dem Abdomen, erreicht aber nicht dessen Ende. Die Costa endet kurz hinter der Gabelung von R2+3 und R3+4. Letztere Ader verläuft bis zu ihrer Einmündung in den Apex gerade. Die obere und untere Randquerader schwingen nahezu parallel zum Flügelhinterrand, so dass die Flügelzellen dc und r5 geschlossen sind. Der **Kopf** ist mit beiden Komplexaugen und Antennen gut erhalten und stark an den Thorax angepresst. Die Arista der linken Antennen sind sehr lang und schmal und vermutlich ungefiedert. Der **Mesothorax** ist groß und nahezu quadratisch im Umriss. Stellenweise sind manche

Bereiche erhalten, die leicht dunkelblau-metallisch scheinen. Das **Scutellum** ist groß, aber leicht gegenüber dem Mesothorax seitlich verschoben und ebenfalls bläulich, metallisch gefärbt. Das **Abdomen** ist schlank und zeigt fünf erkennbaren Segmenten, die im Übergang zum Thorax nicht deutlich eingeschnürt sind. Die Färbung der Abdominal-Segmente ist einheitlich rötlichbraun. Die Extremitäten nur reliktär überliefert.

Bemerkungen: Eine genauer Bestimmung ist aufgrund des eingeschränkten Merkmalinventars nicht möglich, da wichtige Informationen, wie z.B. die Körperfarbgebung oder der Genitalapparat nicht überliefert sind. Jedoch kann eine Zugehörigkeit zu den Microdontinae ausgeschlossen werden, da bei Ihnen R1 und R2+3 kurz vor Einmündung in den Apex miteinander fusionieren (COLLNESS & MCALPINE 1991: 764; Abb. 39.27 B) oder M1 erst in unmittelbarer Nähe des Flügelapex mit R4+5 zusammenläuft. Beim Eckfelder Exemplar hingegen verlaufen erstere getrennt und letztere fusionieren deutlich entfernt vom Apex. Angehörige der Eristalinae zeichnen sich überwiegend durch den kurz vor der Mündung stark nach hinten ausgebuchteten Verlauf von R4+5 aus (HENNIG 1973). Beim vorliegenden Fossil hingegen verläuft R4+5 gerade.

Aufgrund der Form des Abdomens, der möglichen metallischen Farberhaltung des Thorax und der Flü-

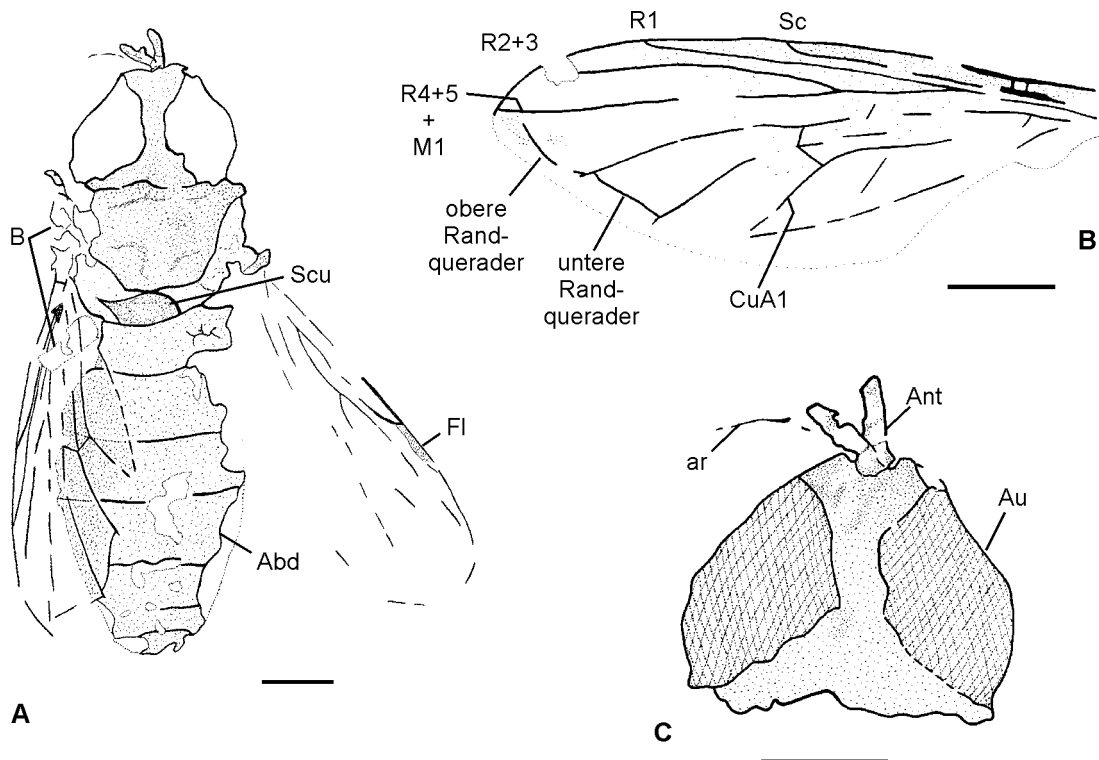


Abb. 113: Syrphidae sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar (PE_2000/862 a+b, LS); A: Gesamthabitus; B: Flügel; C: Kopf mit Antennenfragmenten; M = 1 mm.

geladerung scheint eine Zugehörigkeit zu den Syrphinae möglicherweise am ehesten zuzutreffen. Jedoch lässt die Erhaltung eine generische Bestim-

mung nicht zu. Es müssen weitere und bessere erhaltene Funde abgewartet werden, um gesicherte taxonomische Aussagen treffen zu können.

16 Trichoptera (Köcherfliegen)

Trichopteren sind in Eckfeld allein durch 64 Gehäuse ihrer aquatisch lebenden Larven vertreten. Dort fallen sie vor allem durch ihre eigentümliche Gehäuseform und Baumaterialien auf, womit sie wohl einzig im Tierreich sind. Dennoch beschäftigt sich ein Großteil der Literatur nur mit den Imagines, jedoch nicht mit den Köchern. Über die Jugendformen existieren mit Ausnahme einiger Monographien (vgl. z.B. SILTALA 1905; STRUCK 1899, 1903; ULMER 1906) nur sehr verstreute, meist kurze Mitteilungen. HICKIN (1949) stellte als erster einen Bestimmungsschlüssel für Trichopteren-Köcher auf. Einen letzten umfassenden Überblick über die Vielfalt der Gehäuseformen gab TOBIAS (1961). Die ältesten Trichopterenfossilien stammen aus dem oberen Perm. Jedoch ist bei diesen früher Angehörigen nicht immer mit Sicherheit auszuschließen, ob es sich auch um Stammlinienvertreter der Amphipomenoptera oder um Angehörige der Trichoptera (s.s) handelt. Erste sichere Beweise für Angehörige der Trichoptera stammen erst aus dem Unteren Jura (KRISTENSEN 1997). Aus der Kreide liegen die er-

sten Larvenköcher vor, so dass die Lebensweise der Tiere wohl schon damals den der rezenten Formen entsprach (CARPENTER 1992).

Nachweise von Imagines fehlen bislang völlig in Eckfeld, was insofern verwundert, da sich die erwachsenen Köcherfliegen meist in der Nähe der Gewässer aufhalten, in denen sie sich entwickelt haben.

Eine Determination der Eckfelder Köchertypen erweist sich als schwierig. Es ist nicht auszuschließen, dass es sich bei einigen Köchertypen auch um Larvalgehäuse von Lepidopteren oder Chironomiden handeln könnte (mündl. Mitt. Prof. Dr. W. WICHARD).

So können bislang lediglich die einzelnen Köchertypen, die sich aufgrund von Größe und/oder Baumaterial unterschieden, beschrieben werden (Abb. 114). Eine systematische Zuordnung erfolgt nicht.

16.1 Köchertyp I

Die Form der Köcher variiert sehr stark. An die Außenwände sind überwiegend kantenangerundete Quarze und andere Fremdkörper angelagert. An den

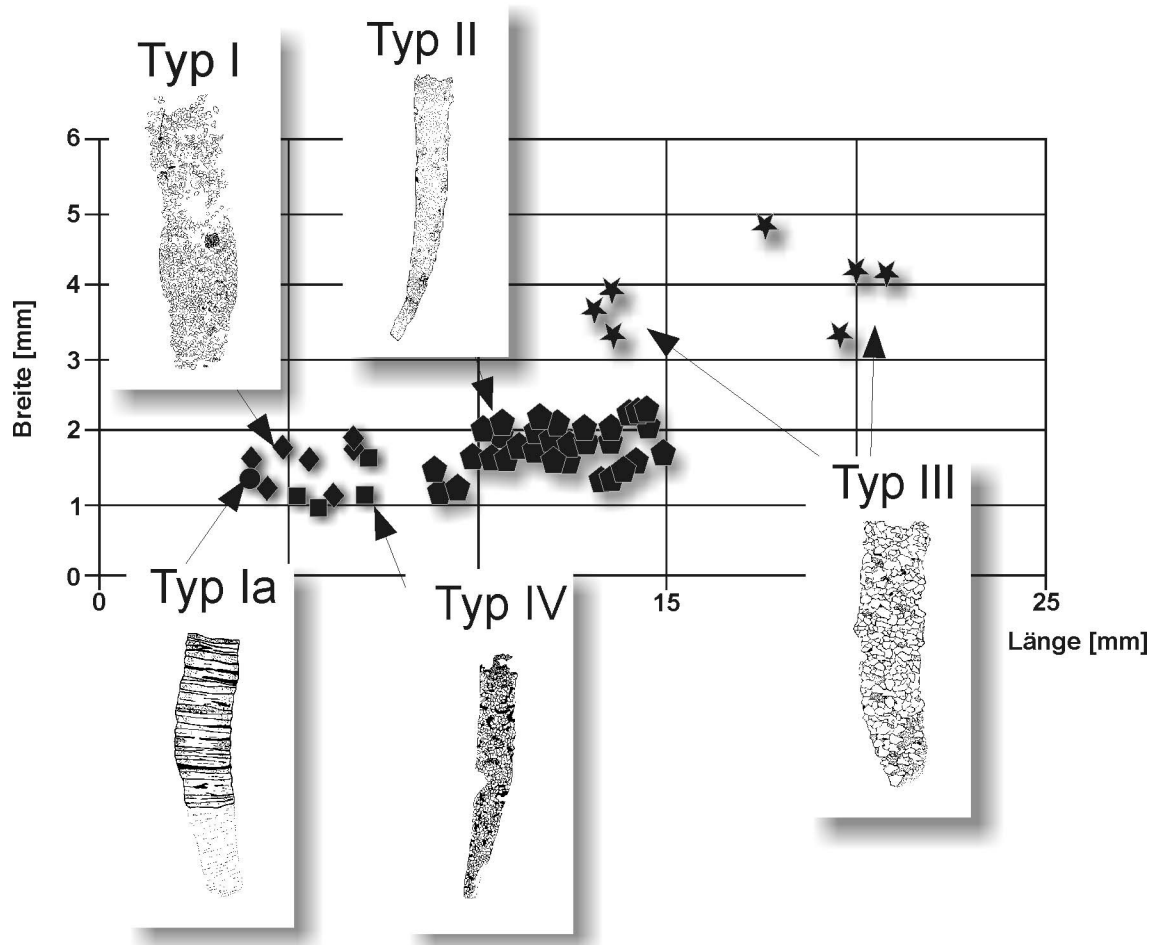


Abb. 114: Diagramm der an 64 Köchern gewonnenen Maße von Gesamt-Breite und -Länge. Als diskrete Punktgruppen sind die unterschiedlichen Gehäuse-Typen deutlich erkennbar.

Seiten sind die Sandkörnchen meist etwas größer. Die Quarze (vermutlich Detritus-Quarze) sind z.T. sehr stark alteriert und mit Chlorit überzogen. Die Größe der Köcher schwankt zwischen 4-6 mm Länge und ca. 1,6 mm Breite (Taf. 18, Fig. f). Auffälligstes Merkmal ist jedoch eine brillenfutturalähnliche Form (zwei seitliche, unregelmäßige Ausbuchtungen ungefähr in der Gehäusemitte). Solch eine Ausprägung ist vornehmlich bei den **Hydroptilidae** zu finden. Nach TOBIAS (1961) sind die Gehäuse der Hydroptilidae sehr klein, kurz und im Durchschnitt 5 mm lang.

16.1.1 Köchertyp Ia

Der Köchertyp ist sehr auffällig, da er rein (?) aus organischem Material aufgebaut ist. Bislang liegt nur ein Exemplar vor. Von der Größe unterscheidet er sich kaum von Typ I. Das Gehäuse ist zylindrisch und z.T. leicht nach hinten verjüngt. Die pflanzlichen Bestandteile des Baumaterial sind vornehmlich Reste von Borke, Holz und Sand welche quer und unregelmäßig zur Längsachse des Köchers angeordnet werden.

16.2 Köchertyp II

Dieser Gehäusotyp ist mit Abstand am häufigsten zu finden. Die Gehäuse zeigen alle eine einheitliche Breite von ca. 1,8 mm. Lediglich die Länge variiert von 9-15 mm (Taf. 18, Fig. g). Teilweise können neben Einzelexemplaren auch Gruppen von mehreren Gehäusen gefunden werden. Die Köcher sind meist stark nach hinten verjüngt, gerade oder häufiger gebogen (füllhorn-ähnlich). Aufgrund der Länge der Köcher, kann davon ausgegangen werden, dass die Gehäuse wohl erheblich länger gewesen sind als die Larven. Die häufigsten Baumaterialien sind reiner Gespinststoff und mit Sekret verkittete Sandkörnchen. Vereinzelt wurden Pflanzenteile, vor allem Samen verwendet (z.B. PE_1992/243 a+b, LS).

16.3 Köchertyp III

Dieser Typ zeigt mit Abstand die größten Köcher, die vornehmlich aus groben Detritus aufgebaut sind. Die Form der Gehäuse ist eher gerade, nach unten leicht konisch und teilweise gebogen. Sie sind durchschnittlich größer als 15 mm und 4 mm breit (Taf. 18, Fig. h). Es hat sich gezeigt, dass die einzelnen Quarze leicht kantengerundet und die Zwischenräume stark mit Tonmineralen, vornehmlich Kaolinit, Illit und Sericit, zugesetzt sind. (Abb. 115). Eine EDAX-Analyse an mehreren Stellen des Köchers ergab erhöhte Konzentrationen von Titan (Ti), Kalzium (Ca) und Zinn (Sn), die im Nebengestein nicht nachgewiesen werden konnte. Titan kann

jedoch ohne weitere Probleme in das Kristallgitter von Kaolinit eingebaut werden. Kalzium und Zinn sind dagegen eher inkompatibel. In Kombination mit den erhöhten Kalziumwerte spricht dies für das Vorhandensein der Minerale Ilmenit oder Titanit, welche beide Ca und Sn akzessorisch einbauen können. Inwieweit diese Minerale zum Bau der Köcher verwendet wurde, könnte nicht geklärt werden.

Lichtoptische Untersuchungen zeigen, dass bei diesen Köchern ein Großteil des verbauten Materials aus ehemaligem Aschen- und Tuff-Material besteht, das durch Alterationsprozesse heute zu Mineralen der Illit-Sericit-Gruppe (Hellglimmer) und vereinzelt auch zu Chlorit (erklärt den grünlichen Überzug mancher Quarze), umgewandelt ist. Daneben treten vor allem Quarzbruchstücke auf (vermutlich devonisches Umgebungsgestein). Eher untergeordnet treten hingegen größere Quarzaggregate auf. Als Pigment zwischen den einzelnen Komponenten ist vor allem Limonit zu finden, das vermutlich durch Verwitterung oder Umwandlung eisenhaltiger Minerale zu deuten ist. Das Korngrößenspektrum ist sehr homogen.

16.4 Köchertyp IV

Die Larven verwenden zum Bau ihrer Köcher ohne Ausnahme nur Pflanzenteile und Glimmer (Abb. 114). Besonders charakteristisch ist das scheinbar sorgfältige zurechtschneiden in \pm mosaikartige Plättchen. Eine systematische Zuordnung ist hier sehr schwierig. Es kann allerdings nicht ausgeschlossen werden, dass es sich hier auch um einen Köcher einer Chironomiden-Larve handelt. Bei Vertreten der **Orthocladinae**, besonders der Gattung *Abiskomyia*, werden ähnliche Gehäusebauten beobachtet. Die Gattung ist zirkumpolar verbreitet und bevorzugt kalte, oligotrophe Gewässer (mündl. Mitt. Dr. W. RISS).

Biostratinomie der Larvenköcher: Die nahezu fast vollständige Erhaltung der eher fragilen Köcher, spricht für einen kurzen, möglicherweise schwebenden bis rollenden Transport über die Sedimentoberfläche, durch Bodenströmungen. Inwieweit hier möglicherweise Bakterienrasen auf der Sedimentoberfläche oder um die Köcher stabilisierend gewirkt haben, ist nicht mehr zu entscheiden. Eine ausreichende Hangneigung für den Transport in die anoxischen Bereiche des Sees, kann mit Sicherheit angenommen werden. Wie Einregelungsmessungen an Fischen und Hölzern zeigen kam es vor allem durch zum Beckenzentrum hin gerichtete Rutschungen, immer wieder zu Sedimentverlage-

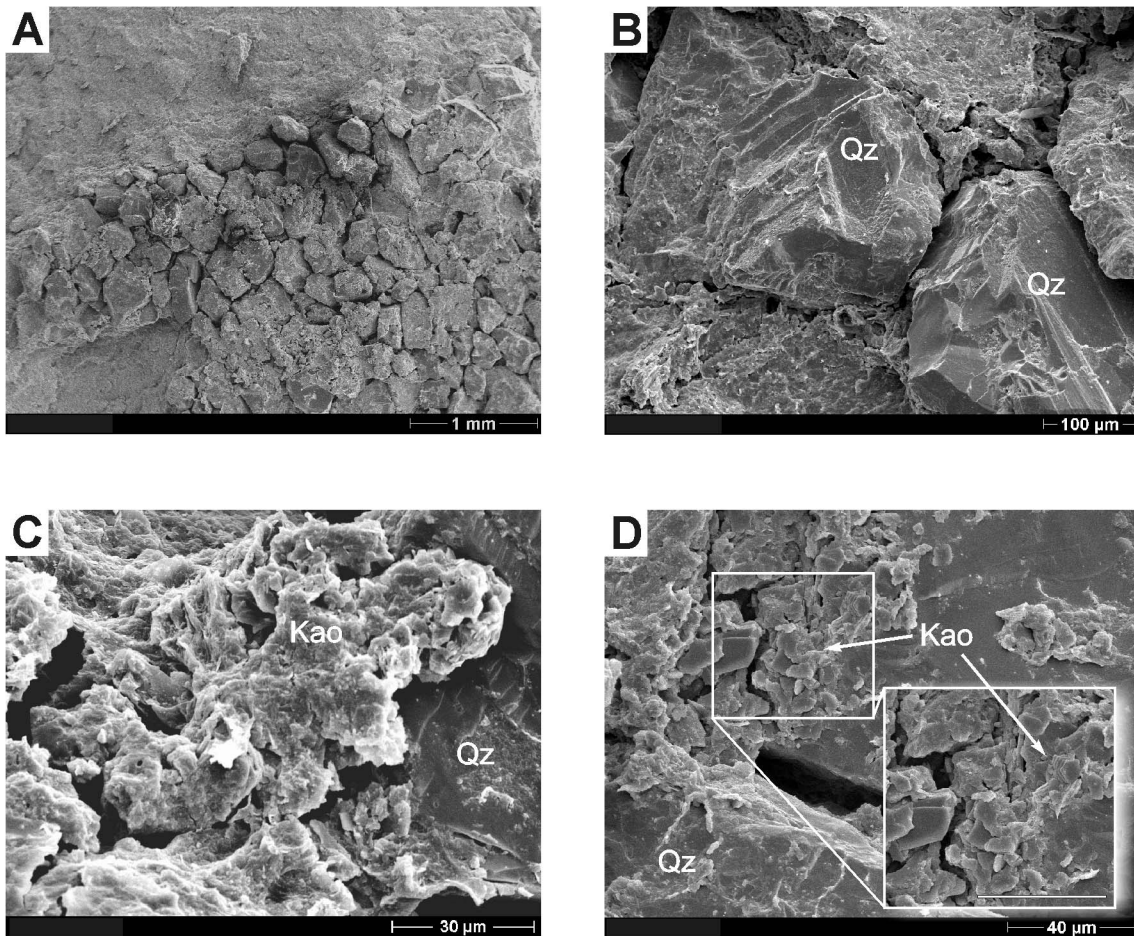


Abb. 115: Rasterelektronenmikroskop-Aufnahmen (REM) vom Köcher-Typ III (PE_2000/69, LS). A: Übersichtsaufnahme; B: Detail des leicht kantengerundeten Quarzdetritus; C: Detailaufnahme der Tonminerale, die sich zwischen den einzelnen Quarzen gebildet haben; D: Idiomorphe Tonminerale (Kaolinit-“Booklets“).

run gen (LUTZ & NEUFFER 1994). Hierdurch könnten autochthon im Flachwasserbereich lebende Larven in die anoxischen Bereiche des Sees verfrachtet worden sein. Möglicher Anhaltspunkt hierfür ist ein Köcher, in dem noch eine sehr schlecht erhaltene Larve steckt (PE_2000/773, LS). Hingegen spricht die inhomogene horizontale Verteilung der Köcher, die unterhalb des Leithorizontes KaLH nur noch vereinzelt auftreten, gegen das autochthone Vorkommen der Trichopteren im Maar-

see.

Das Baumaterial der Köcher liefert im Hinblick auf diese Fragestellung keine eindeutige Klarheit, da die Larven in aller Regel alles verwenden, was vornehmlich angeliefert wird. Für die Gattung *Limnephilus* konnte nachgewiesen werden, dass Larven in Ufernähe mehr Pflanzenteile und gröberes Material, in fließenden und tieferen stillstehenden Gewässern mehr feinkörnigeres Material und Mineralien verwenden (TOBIAS 1961).

17 Auswertung der Eckfelder Insekten-Taphozönose

17.1 Zusammensetzung und Verteilung der Insekten-Taphozönose

Seit 1987 finden regelmäßig Grabungen der Landdessammlung für Naturkunde (LfN) in Ablagerungen der zentralen Beckenfazies des ehemaligen Maarkraters (etwa 100 m nördlich der Seemitte) statt. Das Spektrum der ergrabenen Fossilien reicht von Characeen-Oogonien bis hin zu artikulierten Säugetieren mit "Weichkörpererhaltung" und überlieferten Mageninhalten. Inzwischen liegen ca. 30000 Makrofossilien von meist außergewöhnlich guter Erhaltung zur Bearbeitung vor. Die Funde dokumentieren eine hoch diverse terrestrische Flora und Fauna (z.B. NEUFFER et al. 1996).

Seit 1995 werden **alle** Insektenfunde feinstratigraphisch erfasst (LUTZ 1998a), so dass aus den Grabungen der Jahre 1995-2002 bislang 6008* dokumentierte Insekten-Reste vorliegen. Ihre vertikale Verteilung ist insgesamt sehr uneinheitlich, zeigt aber im Bereich des Grabungsprofils zwei deutliche Maxima. Eines über dem Markerhorizont KaLH und ein anderes über Markerhorizont HT (Abb. 116; vgl. auch LUTZ 1993f; MINGRAM 1994). Eine mögliche Arbeitshypothese, die die markante Abnahme der Insekten-Abundanzen in den oberen und unteren Abschnitten des Grabungsprofils (über KL 30 bzw. unter KL 2.5) auf die schlechte Verfügbarkeit der Sedimente dieser Profilabschnitte während der Grabungen und den damit geringeren Abbauvolumina in den letzten Jahren zurückführt, scheint sich nicht zu bestätigen. So waren in der Grabungssaison 2002 erstmals seit 1990 wieder Abschnitte bis 180 cm unterhalb des Leithorizontes KL 2.5 durch einen angelegten "Tiefbau" zugänglich. Die Fundhäufigkeit und die Erhaltung von Insekten, waren in diesen Bereichen äußerst gering bzw. schlecht. Auch aquatische Taxa, wie Fische, Muscheln und Schnecken, waren sehr selten und dokumentieren zusätzlich die auffällige Fossilarmut in diesem Bereich (mündl. Mitt. Dr. M. SACHSE).

Damit scheinen sich die Angaben von LUTZ (1993f) und LUTZ & NEUFFER (1994) zu bestätigen, die hierfür im stärkeren Maße biostratigraphische, limnologische bzw. auch paläoökologische Ursachen verantwortlich machen (weiterführende Erläuterungen siehe Kap. 17.3).

Die Zahl der seit 1995 feinstratigraphisch erfassten Insektenfunde weicht um über 1000 Funde vom derzeitigen Sammlungsbestand aus dem Eckfelder Maar ab, weshalb im folgenden die "Geländeanga-

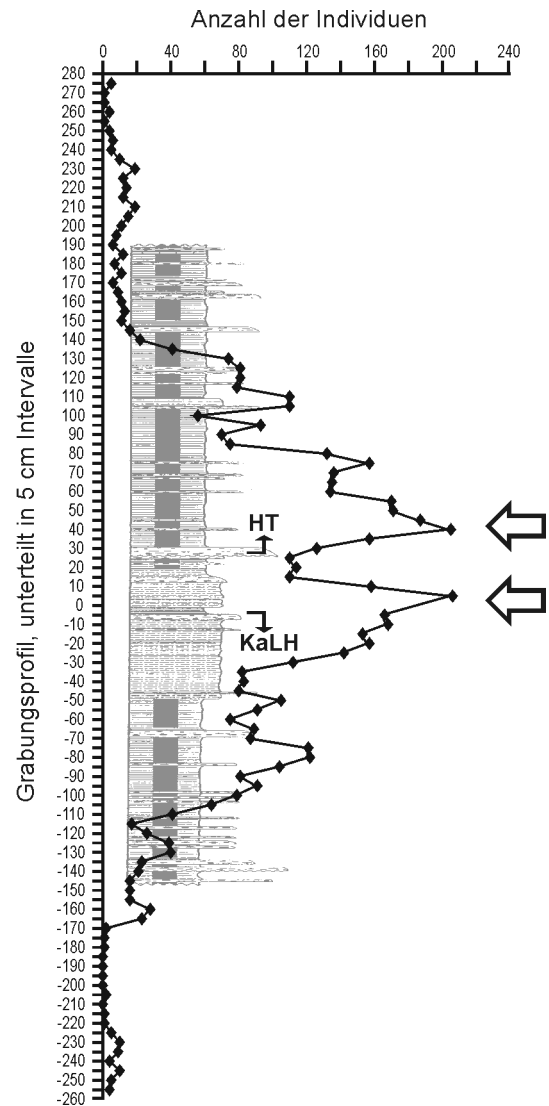


Abb. 116: Vertikale Verteilung der Insekten-Funde der Jahre 1995–2002, in 5 cm Profilabschnitten. Pfeile markieren den markanten Anstieg der Individuenhäufigkeiten über den Markerhorizonten KaLH (unterer Pfeil) und HT (oberer Pfeil); n = 6008*.

ben" (alle feinstratigraphisch geborgenen Funde seit 1995) mit einem Asteriskus (*) versehen werden, um eine Verwechslung mit den Daten aus der systematisch-taxonomischen Datenbank zu verhindern. Diese Diskrepanz zwischen den beiden Datensätzen ergibt sich aus dem Umstand, dass nicht alle Insekten geborgen werden. Isolierte Elytren oder andere, wenig aussagekräftige, weil stark disartikulierte Insekten werden nicht alle eingesammelt, sondern nur im Gelände statistisch erfasst.

Damit bilden die Geländedaten die Basis für die Beurteilung taphonomisch relevanter Selektionsfaktoren. Eine nähere Untersuchung der Eckfelder Insekten-Taphozönose erschien schon sehr früh wünschenswert, hatte sich doch gezeigt, dass sie wie keine andere Fundstelle von Coleopteren domi-

niert wird (siehe Tab. 7; vgl. dazu auch LUTZ 1988, 1997).

Es muss an dieser Stelle aber angemerkt werden, dass alle Insekten, die morphologische oder auch andere taxonomisch verwertbare Besonderheiten zeigen, geborgen werden, auch wenn sie individuenreichen Gruppen, wie z.B. den Curculionoidea oder Chrysomelidae angehören und bereits mit mehreren hundert Individuen in der Sammlung vertreten sind. Damit soll ein möglicher anthropogener Faktor und eine bevorzugte Aufsammlung bestimmter Taxa vermieden werden.

Der **derzeitige** Sammlungsbestand der Insekten des Eckfelder Maares umfasst 4617 Exemplare, die aus den Grabungen der Jahre 1987–2002 stammen. Diese umfangreiche Sammlung war Grundlage für die systematisch-biostratigraphische Auswertung (Tab. 7). Das Artenspektrum ist mit ca. 146 geschätzten Arten relativ gering, was vermutlich nicht zuletzt auch mit dem geringen Einzugsgebiet des Maares zusammenhängt. Im Gegensatz dazu sind in marinen Ablagerungen die Artenanzahlen im Vergleich zur Individuenzahl deutlich erhöht (vgl. RUST 1999).

Nach Auswertung der Funde der letzten 16 Jahre stellen die **Coleoptera** nahezu 84 % aller Funde, und sie sind mit 21 Familien vertreten (siehe Abb. 33). Davon sind allein Angehörige der Cur-

culionoidea (Brentidae und Curculionidae) mit über 40 % der Funde vertreten. Zweithäufigste Käfer-Familie sind die Chrysomelidae, gefolgt von den Elateridae, Scarabaeidae, Buprestidae und Tenebrionidae. **Odonata** sind ausgesprochen selten und nur mit einigen isolierten Flügeln, teilweise mit ursprünglichem Farbmuster, nachgewiesen. Auch die **Dermaptera**, **Blattaria**, **Isoptera**, **Diptera**, **Plecoptera** und **Phthiraptera** sind nur mit wenigen Funden oder gar Einzelfunden vertreten. Formenreicher überliefert sind dagegen die **Auchenorrhyncha** und **Heteroptera**. Angehörige der **Trichoptera** sind mit vier Köchertypen nachgewiesen, wobei hier eine genaue taxonomische Bestimmung anhand der Köcher nicht möglich ist. Eine besonders interessante Gruppe sind die **Hymenoptera**, die neben Angehörigen der Apoidea (siehe Kap. 14.1.2) mit vielen Exemplaren der Formicidae nachzuweisen sind. Es handelt sich ausschließlich um geflügelte, weibliche oder männliche Geschlechtstiere. Besonders bemerkenswert sind Funde von Angehörigen der Gattung †*Formicium* WESTWOOD, deren Königinnen eine Flügelspannweite von über 16 cm erreichen können (LUTZ 1986, 1990; diese Arbeit). Weitere Hymenopteren-Funde gehören u.a. den Ichneumonidae und "Proctotrupoidea" an.

Auffällig ist vor allem, dass gerade aquatische Insekten-Taxa sehr artenarm belegt sind. Eine Erklärung hierfür ist wohl, wie schon bei der Gesamt-

Tab. 7: Zusammensetzung der Eckfelder Maar Insekten-Taphozönose (n = 4617)

Ordnung	prozentualer Anteil der Individuen	vermutliche Arten-Anzahl
Odonata	0,15 %	3
Plecoptera	0,04 %	1
Dermaptera	0,11 %	2(?)
Blattaria	0,51 %	5
Isoptera	0,49 %	1
Orthoptera	0,13 %	---
Phthiraptera	0,02 %	1
Auchenorrhyncha	0,62 %	9
Heteroptera	2,21 %	14
Coleoptera	66,51 %	76
Hymenoptera	4,93 %	17
Diptera	0,62 %	13
Trichoptera	1,72 %	4
Indet. *)	21,94 %	---

*) umfasst sowohl unbestimmbare Käfer-Fragmente, als auch die unbestimmbaren Fragmente anderer Insekten-Taxa

verteilung erwähnt wurde, vor allem in der Topographie des ehemaligen Maar-Sees und der Meroxixis seines Wasserkörpers zu finden (LUTZ 1997, 1998, 2000; LUTZ et al. 1998, RICHTER & KREBS 1999; WEDMANN 2000) (siehe Kap. 17.3).

17.2 Paläoökologische Betrachtungen

Für eine mögliche paläoökologische Analyse standen 4617 Insekten zur Verfügung. Für einen Großteil der Funde ist die stratigraphische Position bekannt, so dass sie für eine quantitative Auswertung der vertikalen Verteilung über das Grabungsprofil genutzt werden konnte. Aufgrund der feinstratigraphischen Gliederung (5 cm Intervalle !) wird eine vergleichsweise hohe zeitliche Auflösung erreicht. Dabei muss aber berücksichtigt werden, dass die 5 cm Intervalle bei einer durchschnittlichen Sedimentationsrate von 0,4 mm pro Jahr (MINGRAM 1998), ca. 125 Jahren entsprechen. Dennoch soll versucht werden, aufgrund von biotischen Faktoren (u.a. Biodiversität der Invertebraten und Pflanzen) und auch abiotischen Faktoren (u.a. Umwelt, Größe des Ökosystems, Wasserzusammensetzung, solar-terrestrische Beziehungen), das Paläo-Ökosystem "Eckfelder Maar" näher zu skizzieren.

So kann aus den ökologischen Ansprüchen der überlieferten Taxa - mit wenigen Einschränkungen - auf die ehemalige Maarumgebung geschlossen werden. Dabei muss aber darauf hingewiesen werden, dass die Zusammensetzung der Insekten-Taphozönose (84 % Coleoptera !) nicht auf die ursprüngliche Insekten-Biozönose schließen lässt, sondern die Zusammensetzung durch eine ganze Reihe von taphonomischen Prozessen (z.B. Dauer der Oberflächendrift, Filtereffekte der Ufervegetation, Größe des Gewässers wird (u.a. LUTZ 1990; RUST 1998; WILSON 1988a). Dies wird besonders an der großen Individuenabundanz der Coleoptera deutlich, die bislang von keiner anderen tertiärzeitlichen Fundstelle bekannt ist.

Aus den paläobotanischen Untersuchungen zeichnet sich ab, dass der Eckfelder Kratersee von einem semihumiden bis humiden und artenreichen Wald umgeben war (z.B. NICKEL 1994, 1996; WILDE & FRANKENHÄUSER 1998; WILDE et al. 2001). Eine flache Uferzone war vermutlich zu dieser Phase der See-Entwicklung noch nicht ausgeprägt, da bislang charakteristische Vertreter einer Ufervegetation fehlen (u.a. FRANKENHÄUSER & WILDE 1993). Vielmehr war der ehemalige Kratersee noch von verhältnismäßig steilen, bis dicht an das Wasser heranreichenden, instabilen Hängen umgeben. Nach Rutschungen im Bereich der Kraterinnenböschungen waren dort sicherlich, nur zeitlich begrenzt,

kleinere sumpfige Standorte verfügbar. Wie ein gehäuftes Vorkommen von Charophyten, ca. 8 cm unter Leithorizont KaLH zeigt, scheinen sie sich an diesen zeitweilig stabilen Bereichen der Kraterhänge etabliert zu haben (WILDE et al. 1993).

Hinsichtlich der klimatischen Interpretationen (s.o.), liefern auch andere Fundstellen eine Vielzahl von lithologischen und geologischen Fakten, die für ein subtropisches, monsunales Wechselklima mit einer ausgeprägten Wintertrockenheit und humiden bis semihumiden Sommermonaten sprechen (u.a. ANDREASSON & SCHMITZ 1996; MAI 1995).

Aus der systematisch-taxonomischen Bearbeitung zahlreicher Gruppen ergibt sich eine Vielzahl von Hinweisen für die Rekonstruktion der ehemaligen Lebens- und Umweltbedingungen. Es muss in diesem Zusammenhang aber darauf hingewiesen werden, dass Vergleichsstudien in rezenten Gebieten mit vergleichbaren klimatischen Verhältnissen bislang nicht durchgeführt worden sind:

- Im Falle der Bearbeitung der Isoptera zeigt sich, dass *Mastotermes darwiniensis*, die einzige rezente Art der Mastotermitidae, heute auf die tropische Klimazone von NW-Australien beschränkt ist. Die ökologischen Ansprüche dieser Art sind daher gut bekannt. Sie besiedelt nur Trockensavannen bis hin zu tropischen Trockenwäldern, also Landschaftstypen, in denen ein arides bis semihumides Klima vorherrscht (NEL & PAICHELER 1993). Humide Gebiete mit einer dichten, tropischen Regenwaldvegetation werden dagegen nicht besiedelt. Dies spricht aber gegen eine Besiedelung der näheren Umgebung des ehemaligen Eckfelder Sees, wodurch sich vermutlich auch die geringen Fundzahlen erklären lassen. Andererseits dürfen die potentiellen Siedlungsräume nicht allzu weit vom Eckfelder Maarsee entfernt gelegen gewesen sein, da Termiten keine guten Flieger sind. Diese Besonderheiten hinsichtlich der ökologischen Ansprüche machen Angehörige der Mastotermitidae für paläoklimatologische und paläoökologische Fragestellungen besonders interessant.

[Bei *Mastotermes* ist jedoch zu bedenken, dass es sich heute um ein Relikt vorkommen dieser Gruppe handelt. Es lässt sich nicht mehr entscheiden, ob die heutigen Bedingungen dem ökologischen "Maximum" der gesamten Arten-Gruppe entsprechen oder ob es sich um "Extrembedingungen" einer einzelnen, reliktierten Art handelt und sie deshalb auch nur noch in Australien vorkommt (vgl. dazu auch Kap. 3.2.3, S. 8)].

Hinweise auf eine **rheophile / aquatische** Lebensweise von Imagines und Larven zeigen sich bei einer Vielzahl von Taxa:

- Hierzu lieferte vor allem der isolierte Flügel einer **Kleinlibelle**, die zu den Thaumtoneurinae (Gattung *Euarchistigma*) gestellt werden konnte, interessante Hinweise. Die einzig heute lebende Angehörige der Thaumtoneurini lebt vornehmlich an Wasserfällen und schnell fließenden Gewässern in den tropischen Wäldern Costa Ricas (BECHLY 1998).
- Für die Angehörigen der Gruppe der **Gerromorpha** kann eine aquatische Lebensweise angenommen werden. Sie weisen im mittleren Abschnitt (bis ca. 21 cm unter Leithorizont KaLH) des Grabungsprofils ihr Häufigkeitsmaximum auf. Alle Angehörigen der Gerromorpha halten sich vorwiegend in feuchter Vegetation auf und leben semiaquatisch. Dabei reichen die bevorzugten Habitate der einzelnen Gruppen von feucht-terrestrisch bis hin zu marin (ANDERSEN 1982). Die meisten Angehörigen leben aber auf der Wasseroberfläche stehender oder fließender Süßgewässer und in Kleinstgewässern. Als Anpassung an diese aquatische Lebensweise ist die gesamte Körperoberfläche bei den Gerromorpha mit Mikrotrichen besetzt. Im Falle der Angehörigen der Gerridae ist eine deutliche Segregation in unterschiedliche Habitate zu beobachten (ANDERSEN 1982). Da es sich beim Eckfelder Maar um ein limnisches Habitat gehandelt hat, ist auch hier von einer möglichen Segregation in einzelne Lebensräume auszugehen. Die freie Wasserfläche wird dabei bevorzugt von den größeren (adulten) Gerridae bewohnt, wo sie sich mit schnellen Ruderbewegungen auf die Jagd nach anderen Insekten machen können. Die Nymphen (PE_2000/2, LS) hingegen halten sich bevorzugt in den etwas geschützteren Uferbereichen auf.
- Für die **Trichoptera**-Köcher aus groben Sandkörnern ("Typ I" und "Typ III"), die eventuell zu Angehörigen der Hydroptilidae oder auch Limnephilidae zu stellen sind, ist festzustellen, dass sie im mittleren Abschnitt (ca. 40 cm unter Leithorizont KaLH bis 15 cm über KaLH und im Bereich von 35-55 cm über KaLH) des Grabungsprofils ihr Häufigkeitsmaximum aufweisen (Abb. 117). Dieser Abschnitt weist eine ganze Reihe von sedimentologischen und "faunistischen" Besonderheiten auf. Hier spielt vor allem die Frage nach einer Anbindung an ein Fließgewässer eine wichtige Rolle.

Diese Hypothese scheint sich nun in Eckfeld erstmals auch anhand weiterer Befunde zu bestätigen (vgl. Angaben zu Plecoptera- und Chironomiden-Larven S. 171):

- Das Sediment ist stärker klastisch geprägt als die liegenden und hangenden Profilabschnitte (vgl. MINGRAM 1994, 1998),
- Fische und Muscheln (Unionidae: *Crassunio*) zeigen in diesem Profilbereich ein Maximum in ihrer Häufigkeitsverteilung (vgl. LUTZ 1993f; LUTZ & NEUFFER 1994; GROH & JUNGBLUTH 1994),
- Characeen-Oogonien bilden in diesem Abschnitt die einzige bekannte Massenlage (vgl. WILDE et al. 1993).

So ist auffallend, dass das Auftreten von Trichopteren-Köchern mit dem ersten Erscheinen der Muscheln zusammenfällt. Ferner sind die Maxima in der Häufigkeitsverteilung dieses Köchertypes und die der Fische nahezu identisch (Abb. 117). Für die Einwanderung und den Aufbau einer dauerhaften Population im See wäre sowohl bei den Fischen als auch bei den Muscheln ein Anschluss (Zu- oder Abfluss?) an das umgebende Gewässernetz notwendig (GROH & JUNGBLUTH 1994). Diese Überlegungen decken sich mit der von LUTZ & NEUFFER (1994) entwickelten Hypothese zur Entwicklung des Eckfelder Maar-Sees in dem beschriebenen Profilabschnitt ebenso, wie mit den Vorstellungen von MINGRAM (1994, 1998).

Für eine morphologisch übereinstimmende Art von Trichopteren-Köchern aus Messel wurde mehrfach diskutiert, dass hier die Funde aus zufließenden Gewässern (Bächen) stammen dürften (z.B. FRANZEN et al. 1982; LUTZ 1990).

Die Eiablage bei den Trichoptera ist sehr vielgestaltig, so dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass die betreffenden Larven auch auf eine andere Art und Weise in den See gelangt sein könnten. Im Falle mancher Familien werden die Laichkugeln einfach an geeigneten Stellen während des Fluges ins Wasser geworfen (HICKIN 1949). Angehörige der Limnephilidae z.B. befestigen ihre Eier bevorzugt an solchen Stellen, die über einer Wasserfläche liegen. Die Larven fallen dann direkt ins Wasser oder gelangen mit dem Regenwasser in ihren späteren Lebensraum (HICKIN 1949). Die Larven vieler Angehöriger der Hydroptelidae leben und entwickeln sich in stehenden und fließenden Gewässern oder hygropetratisch an nassen Stellen (TOBIAS 1961).

Nach dem Schlüpfen der Puppe müssen dann spätestens die Köcher aus den Flachwasserbereichen des Eckfelder Maares in die tieferen, anoxischen Bereiche des Sees gelangt sein.

Es muss aber angemerkt werden, dass der Köcherbau keine direkten Hinweise auf den ehemaligen Lebensraum der Larven erlaubt. Vergleichbare Köchertypen kommen sowohl bei in Fließgewässern lebenden als auch bei in Stillgewässern (Seen) lebenden Taxa vor. Die sedimentologischen und "faunistischen" Besonderheiten scheinen aber zumindest für Eckfeld die temporäre

Zufluss-Hypothese zu bestätigen (siehe auch Kap. 17.3).

- Ähnlich wie bei den Trichoptera-Köchern verhält es sich auch mit den bislang beiden **Plecoptera**- und **Chironomiden**-Larven. Gewässer, die für die Entwicklung der Larven geeignet sind, sind in erster Linie Quellen, stark strömende Flüsse und Bäche, doch nur, selten Tümpel, Seen oder Moore. Leider liegen für die beiden Plecoptera-Larven keine stratigraphischen Werte vor. Das Sediment ist aber eher schluffig mit vereinzelt grobkörnigeren Bereichen und entspricht damit faziell dem

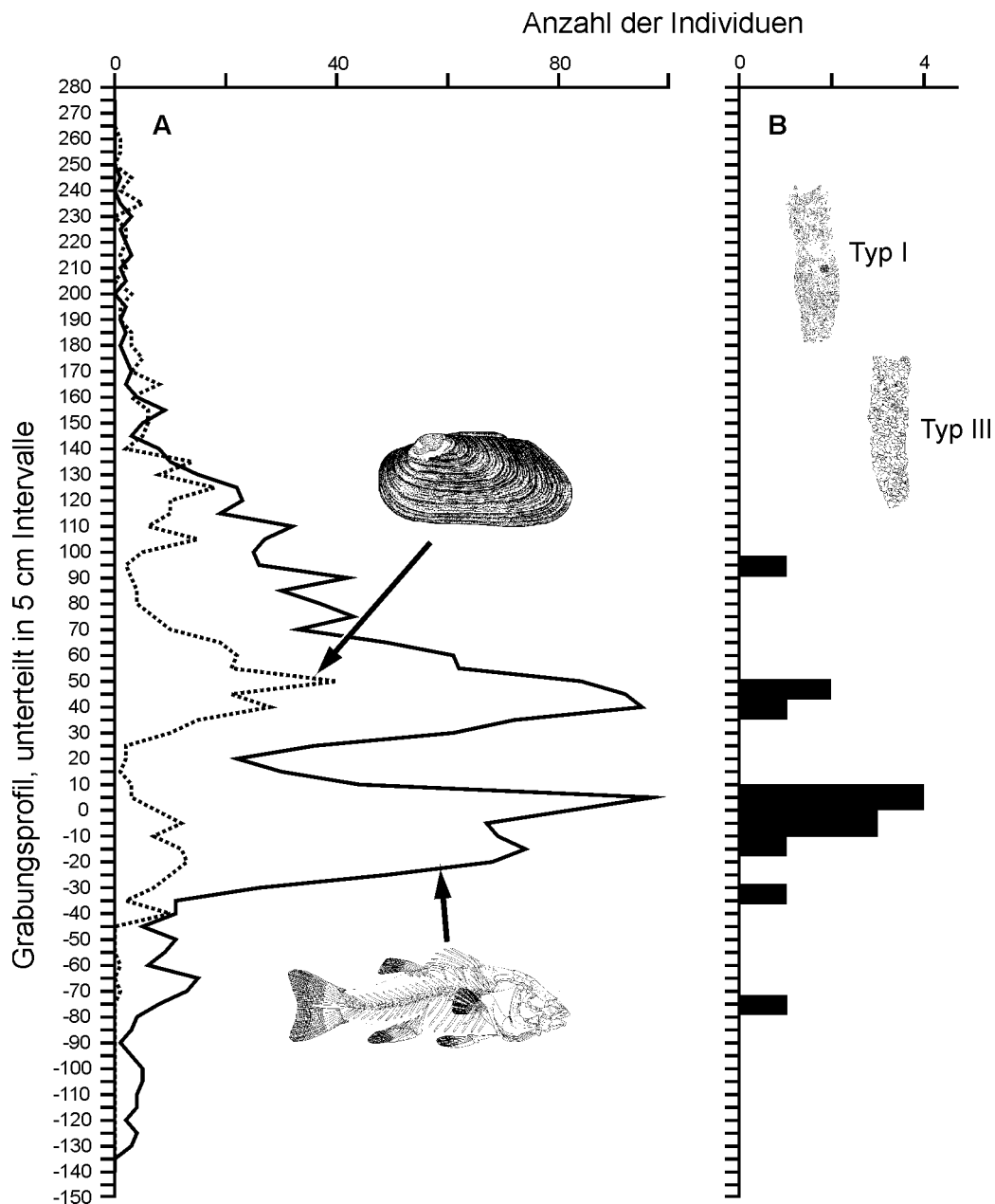


Abb. 117: Stratigraphische Verteilung ausgewählter Taxa der Jahre 1995-2002; A: Verteilung der Fische und Muscheln; B: Verteilung der Trichoptera-Köchertypen I und III (die beiden Trichoptera-Typen treten stets vergesellschaftet auf !); n = 17.

Profilabschnitt zwischen den Markerhorizonten KL 2.5 und KaLH.

Im Falle der Grube Messel wurde die Plecoptera-Larve in den selben Fundhorizonten wie Larven der Käfergattung *Eubrianax* gefunden. Zumindest *Eubrianax* dürfte über ein zufließendes Gewässer (Bach) in den Messel-See gelangt sein (LUTZ 1990).

Bei **xerothermophilen** Taxa, wie Angehörigen der Cydnidae (Heteroptera), zeigt sich eine mögliche Korrelation ihres Auftretens mit bestimmten Faziesbereichen:

- Die Auswertungen der bislang 31 Funde (für 18 Funde liegen keine stratigraphischen Werte vor)

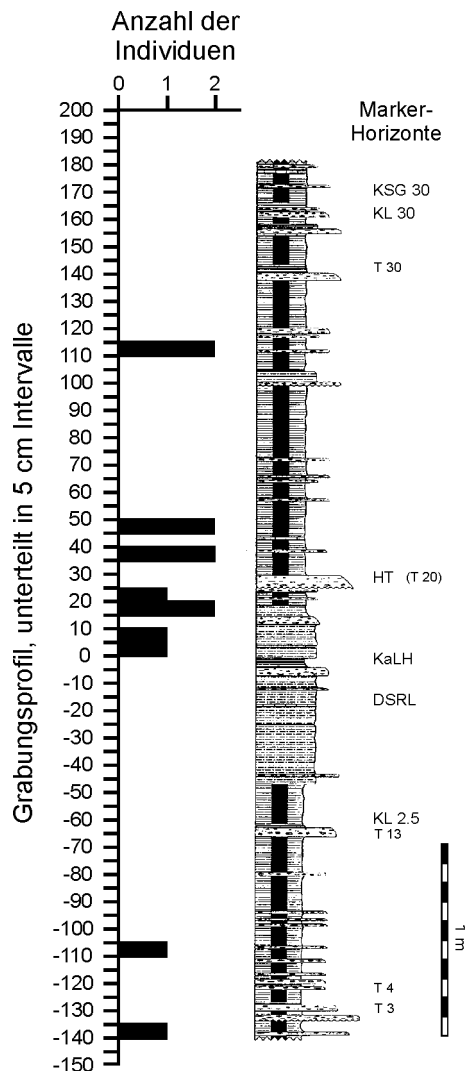


Abb. 118: Vertikale Verteilung der Cydniden-Funde der Jahre 1995–2002, in 5 cm Profilabschnitten. Die Cydniden treten immer nach turbiditischen Ereignissen auf, die sich im Profil durch signifikante, grobklastische Markerhorizonte bemerkbar machen; n = 13.

deuten auf ein episodisches Auftreten dieser Gruppe hin (Abb. 118). Es erscheint möglich, dass ihr Vorkommen mit bestimmten Ereignissen korreliert werden kann. So ist sicher, dass in Eckfeld Hangrutschungen im Bereich der Kraterinnenböschungen vorübergehend gut drainierte (Tuffe!) und deshalb vergleichsweise trockene Freiflächen geschaffen haben, wie sie rezent am Ranu Lading (Java), beobachtet wurden (mündl. Mitt. Dr. B.M. PIRRUNG). Die zahlreich in das Grabungsprofil eingeschalteten Turbidite und Debrite gehen zumindest teilweise (z.B. Markerhorizont "HT" *sensu* LUTZ 1993e, "T20" *sensu* MINGRAM 1998) auf solche subaerischen Hangrutsche zurück. Das heißt, dass in Eckfeld temporär immer wieder solche vegetationsfreien Flächen entstanden, die allerdings von der umgebenden Vegetation schnell (binnen weniger Monate?) wieder überwachsen wurden. Xerotherme Habitate waren also zumindest kleinräumig und zeitlich befristet vorhanden und könnten xerothermophilen Insekten episodisch günstige Lebensbedingungen geboten haben.

17.3 Taphonomische Betrachtungen

Insekten sind mit Abstand eine der erfolgreichsten Tiergruppen. Es wird geschätzt, dass heute bis zu 20 Millionen Arten existieren, von denen bislang aber erst rund 1,4 Millionen beschrieben sind (ROSS & JARZEMBOWSKI 1993). Aufgrund ihrer vielfältigen Anpassungen an spezifische Habitate gewinnen sie sowohl rezent als auch fossil eine immer größere Bedeutung bei der Beurteilung von Lebensräumen. Insbesondere bei der Beurteilung von Tapho-Faunen ist jedoch zu berücksichtigen, dass es sich in den meisten Fällen nicht um naturgetreue Abbilder der ehemaligen Biozönosen handelt, sondern dass es durch verschiedenste biotische und abiotische Faktoren (Abb. 119) zu einer selektiven Anreicherung bestimmter Bauplantypen kommen kann. So unterliegen z.B. kräftig sklerotisierte Coleoptera anderen Fossilisationsbedingungen als z.B. Dipteren, Hymenopteren oder Angehörige der Amphiesmenoptera. Jedoch ist die Kenntnis der Wirkung dieser Selektionsprozesse bislang noch sehr lückenhaft, und es hat sich gezeigt, dass sie sich in verschiedenen Fossilfundstellen, auch wenn sie sich faziell gleichen, doch unterschiedlich stark auswirken können (vgl. z.B. Eckfeld und Messel).

So zeigt ein einfacher morphometrischer Vergleich der beiden Seen von Eckfeld und Messel, dass allein die unterschiedliche Oberflächengröße der Seen schon einen starken Einfluss auf die Zusammensetzung der Taphozönose haben kann. Der ehemalige

Messel-See hatte bei einem geschätzten Durchmesser von mindestens 1500 m (HARMS 2002) etwa die 3,5-fache Fläche und eine fast doppelt ($\times 1,88$) so lange Uferlinie wie der See von Eckfeld (bei einem angenommenen Durchmesser von 800 m). Damit war in Messel die Möglichkeit wahrscheinlich um ein Vielfaches größer, dass filigrane Insekten länger auf der Oberfläche drifteten und nicht so schnell in den Uferbereich gelangten, wo sie der Fossilisation entzogen wurden.

Wie in Abbildung 119 zu sehen ist, spielt nicht nur die selektive Frachtsonderung während der Oberflächendrift eine wichtige Rolle, sondern auch schon prä mortal entscheiden eine Vielzahl von Faktoren, die gruppen- und bauplanspezifisch durchaus unterschiedlich sind, über die Zusammensetzung der Tapho-Fauna. Hier sind vor allem das Flugverhalten, bauplanspezifische Unterschiede im Bau der Flügel, Fraßlücken verursacht durch Räuber (in Eckfeld wohl zu vernachlässigen, da sich keine negative

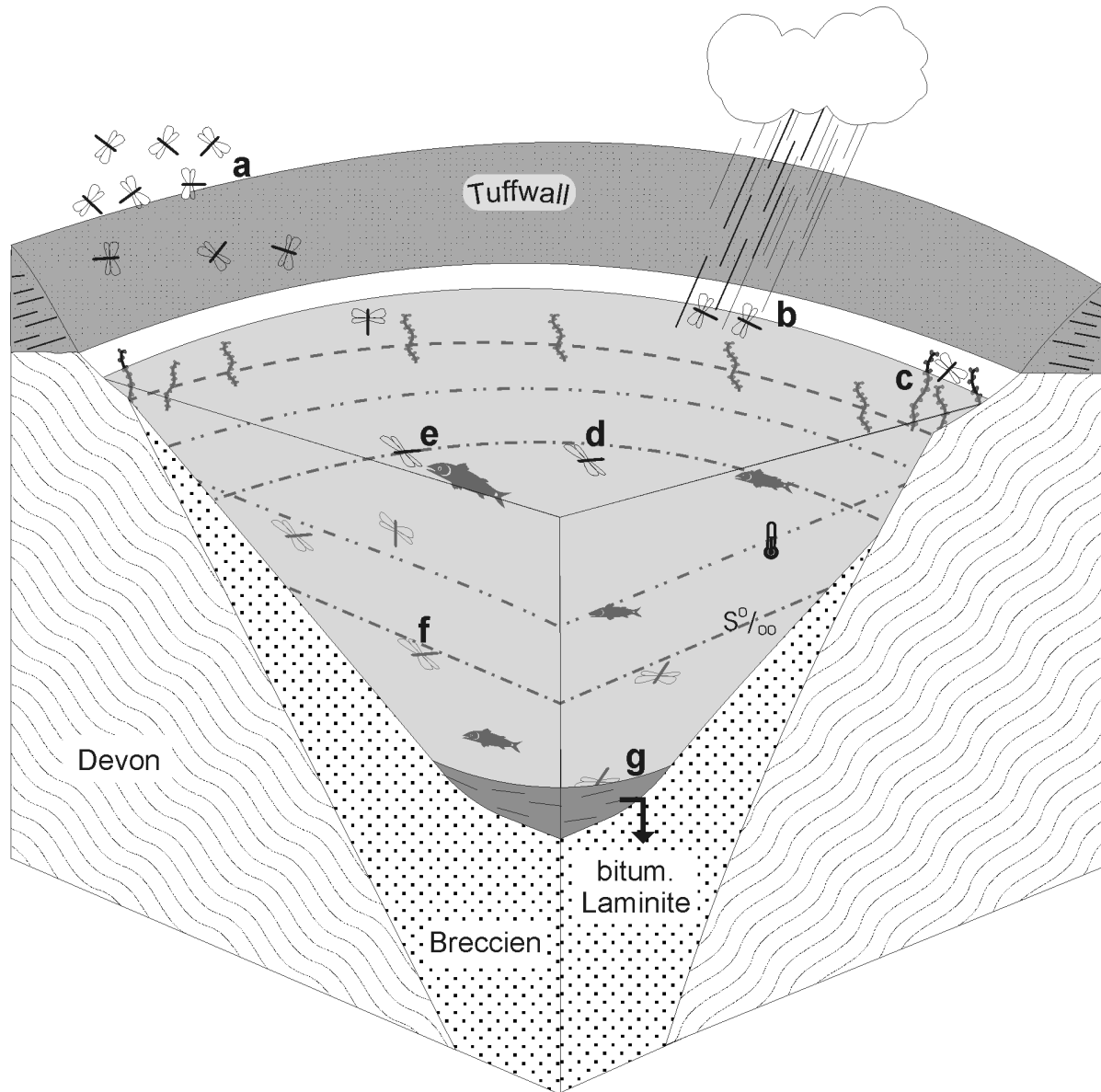


Abb. 119: Mögliche Einflüsse auf die Fossilierung von Insekten, unter spezieller Berücksichtigung der morphologischen Gegebenheiten im Eckfelder Maar. a: Morphologische und taxonspezifische Besonderheiten (z.B. Schwarmflüge, Geschlecht, etc.) bedingen eine Diskriminierung oder auch Anreicherung; b: Regen verringert die Oberflächenspannung des Wassers und führt zum raschen Absinken der Insekten; c: Anreicherung von Insekten im Uferbereich; d: Bauplanspezifische Besonderheiten beeinflussen die Driftzeit (z.B. Behaarung, Flügelgröße, etc.); e: Fraßlücken durch mögliche Räuber; f: Verlängerung des Absinkens durch Thermo- und Haloklinen; g: Bildung von Fäulnisgasen kann zum erneuten Auftrieb der Insektenleichen führen, und chitinophage Bakterien können die Insekten noch vor und während der Einbettung zerstören (umgezeichnet nach RUST 1998: 43).

Korrelation zwischen den Abundanzen der postulierten Räuber (Fische) und der der Insekten nachweisen lässt (vgl. auch Abb. 122)), Witterung, die Benetzbarkeit von Flügeln (vgl. WAGNER et al. 1996) und die Filterwirkung der Ufervegetation (in Eckfeld weitestgehend zu vernachlässigen) zu nennen. Eine ausführliche Auflistung und Beschreibung dieser Aspekte findet sich bei RUST (1998). Im Hinblick auf den postmortalen Verbleib von Insekten sind vor allem aktuopaläontologische Experimente von großer Bedeutung, doch sind diese in Freilandversuchen nur eingeschränkt durchzuführen. So fehlen bislang immer noch aktualistische Studien darüber, inwieweit sich z.B. die Thanatozönose der Wasseroberfläche von der eigentlichen Taphozönose im Sediment unterscheidet (TRÖSTER 1994a). Eine Alternative bieten hier Aquarienversuche. Doch wie sich vielfach gezeigt hat, liefern sie nur in wenigen Fällen konkrete Ergebnisse (z.B. LUTZ 1984a; MARTÍNEZ-DELCLÓS & MARTINELL 1993; WEDMANN 2000). Bei Käfern z.B. kann es bei derartigen Versuchen zu Driftzeiten von bis zu mehreren Monaten kommen (mündl. Mitt. Dr. S. WEDMANN), was unter Naturbedingungen wenig realistisch zu sein scheint, da die betreffenden Exemplare bis dahin sicherlich in den Uferbereich des Sees gedriftet wären und somit der Fossilisation entzogen worden wären.

Wie bereits oben erwähnt wurde, sind Insekten häufig mit einer hohen Individuenanzahl anzutreffen.

Unsere Kenntnisse über fossile Insekten stammen im wesentlichen von lakustrinen und fluviatilen Ablagerungen. Marine Ablagerungen spielen bislang nur eine untergeordnete Rolle. Modelle, die besonders biostratinomische und taphonomische Überlegungen berücksichtigen, sind deshalb in erster Linie für terrestrische Ablagerungsräume entwickelt worden (z.B. WILSON 1980, 1982, 1988a, b; LUTZ 1990, 1991b, 1997, 1998a, b).

• "Wilson's-Modell"

Das Modell von WILSON (1980, 1982, 1988a, b) entwickelte **"depth and distance from shore"** Modell sieht die primäre Ursache für die laterale Differenzierung von Insekten-Taphofaunen in erster Linie in bauplanspezifischen und morphologischen Besonderheiten (siehe Abb. 120). So werden nach seinen Beobachtungen Coleoptera, Bibionidae, terrestrische Hemiptera und Trichoptera eher ufernah ("near-shore") überliefert. Uferferne Ablagerungen ("off-shore") hingegen werden dagegen von "guten" Fliegern, wie z.B. Hymenopteren und anderen Dipteren dominiert. Ähnliche Aussagen sollen auch über den Disartikulations-Zustand möglich sein. Demnach sind ufernahe Tapho-Faunen stärker disartikuliert als uferferne (vgl. WILSON 1980).

Das Modell ist auf die vergleichsweise kleinen Maarseen von Eckfeld und Messel nur bedingt anzuwenden. Die untersuchten Tapho-Faunen, die dem Modell zugrunde lagen, stammen meist aus großen intramontanen Becken, die sich im Hinblick

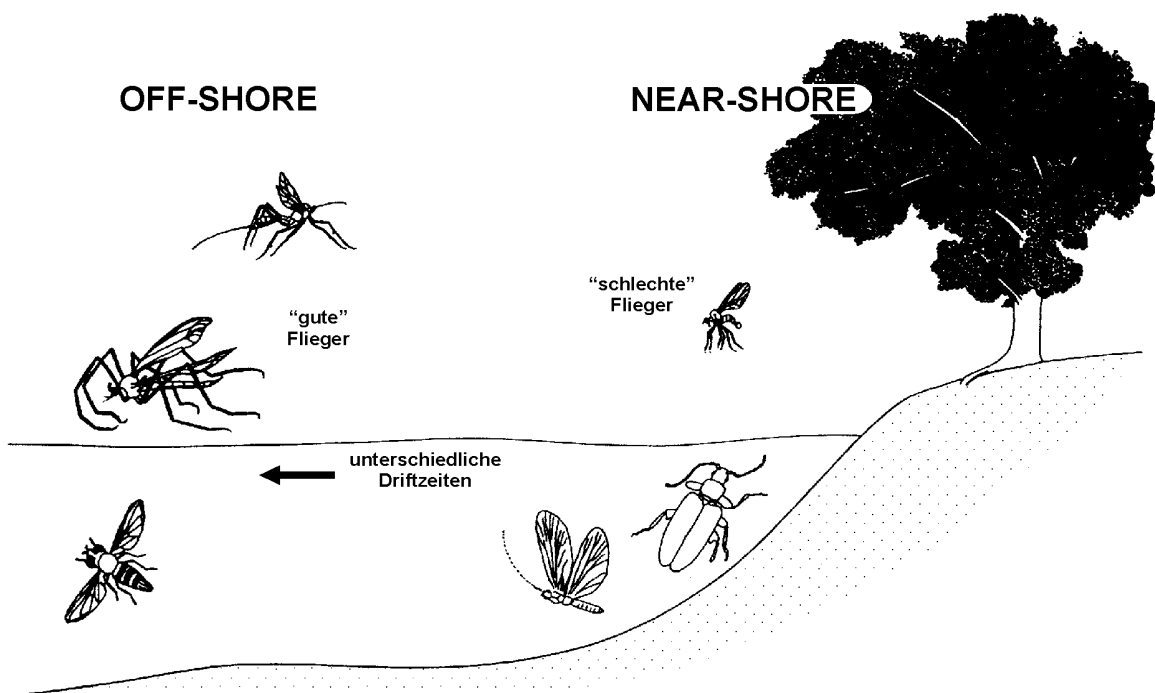


Abb. 120: Schematische Darstellung des "depth and distance from shore" Modell von WILSON (verändert nach WILSON 1980: 35).

auf die Sedimentologie, Faziesentwicklung und auch Einzugsbereiche von Insekten deutlich von den kleinen Maarseen unterscheiden. Dennoch sind die Ansätze für eine laterale Differenzierung und das unterschiedliche Flugverhalten und die damit bedingte Präferenz der Einbettung auch auf kleinere, limnische Gewässer anzuwenden.

• Messel-Modell

Das von LUTZ (1990, 1991b) für die Insekten-Taphozönose und andere Kleinfossilien entwickelte Modell basiert im wesentlichen auf den Beobachtungen von WILSON (1980, 1982, 1988a, b). Dominiert ist auch hier der Einfluss der selektiven Frachtsonderung für die Zusammensetzung der Taphozönose. Im Gegensatz zu Wilson's Seen wird die Insekten-Fauna von Messel aber deutlich von Käfern dominiert. Ähnlich wie im "Wilson-Modell" werden in den ufernahen Grabungsstellen absolut weniger und stärker disartikulierte Insekten geborgen. Darunter sind Käfer aber relativ häufiger. In uferfernen Grabungsstellen ist der Anteil an Insekten, absolut betrachtet, deutlich erhöht. Käfer treten gegenüber den restlichen Ordnungen zurück.

Das entwickelte Modell ist auf den See bezogen ein "statisches", da es auf Daten basiert, die aus einem sehr engen und immer gleichen Zeitfenster (0-20 cm unter Leithorizont Alpha) stammen (vgl. LUTZ 1991b). Dies impliziert, dass die Größe und Tiefe des Sees für dieses Zeitfenster mehr oder minder gleich gewesen sein dürften. Seespiegelschwankungen und die daraus möglicherweise resultierenden Auswirkungen auf die Zusammensetzung der Taphozönose können dabei nicht erkannt werden.

Weitere Untersuchungen (u.a. LUTZ 1997, 1998b), die eine Vielzahl unterschiedlicher (mariner bis lakustriner) Insekten-Fundstellen einbeziehen, haben inzwischen gezeigt, dass nicht nur die selektive Frachtsonderung während der Oberflächendrift die Zusammensetzung der Taphozönose bestimmt, sondern auch die spezifische Dichte des Wasserkörpers einen entscheidenden Einfluss hat. Ähnlich wie bei WILSON (1980) ist es hiermit möglich, uferferne von ufernahen Vergesellschaftungen innerhalb einer Taphozönose zu unterscheiden (vgl. LUTZ 1997: Abb. 1). Sogar Aussagen über mögliche Salinitäts-Variationen scheinen möglich zu sein (LUTZ 1997, 2000).

Wie die Untersuchungen von LUTZ (1997, 1998a, b, 2000) gezeigt haben, handelt es sich bei vielen der Insektenfundstellen um kleine, tiefe Seen, meist mit vulkanischem Ursprung. Eine Besonderheit dieser Seen ist, dass sie meist **meromiktisch** sind, d.h. dass ihre Wassersäule aus einem frei zirkulierenden,

sauerstoffreichen oberen Wasserkörper (= Mixolimnion) und einem anoxischen und elektrolytreichen Tiefenwasserkörper (= Monimolimnion) besteht (SCHWOERBEL 1999). Dies zeigt sich in erster Linie an den schwarzpelitischen Sedimenten ("Ölschiefer"), deren Lamination nicht durch Bioturbation zerstört ist und der Bildung authigener Minerale wie z.B. Siderit und Pyrit.

Die Bedeutung geschichteter Wasserkörper und deren mittelbare und unmittelbare Auswirkungen auf das Fossilisationspotential eines Gewässers wurde bereits Mitte der 70er Jahre von DEGENS & STOFFERS (1976: 26) erkannt. Sie kommen zu dem folgenden Schluss: „Because climate and/or geological settings change, thermo- and haloclines move up and down the water column or break up entirely, disrupting established ecosystems. The sediment record will reflect these incidents in the form of distinct cycles, facies, fossil assemblages, or hiatus“.

Inzwischen haben auch RICHTER & KREBS (1999) und RICHTER & BAZIO (2002) dieses Modell für Messel übernommen, da ihnen weitere Befunde vorliegen, die es stützen.

• Eckfelder Modell

Ausgehend von Untersuchungen am Randecker Maar (LUTZ 1997) hat LUTZ (1998b) für die verschiedenen Endphasen des Sieblos-Sees ein "dynamisches Seemodell" entwickelt. Danach besteht eine deutliche Korrelation zwischen den verschiedenen Faziestypen (Dysodil und gebänderte Karbonate), Seespiegelschwankungen und der Zusammensetzung der Insekten-Taphozönosen, die von isotopeo-geochemischen Untersuchungen gestützt werden (ROTHER 1998). In Analogie zu diesen Befunden kann für das Eckfelder Maar die Bildung von Siderit (als authigenes Mineral) herangezogen werden, da diese an die Verfügbarkeit von Fe^{2+} -Ionen und damit an ein suboxisches bis **anoxisches** Milieu gebunden ist (z.B. FÜCHTBAUER 1988).

Die geochemischen Untersuchungen von FELDER (2002) scheinen zu zeigen, dass auch im Eckfelder Maar, wie für Sieblos nachgewiesen, Seespiegelschwankungen einen Effekt auf die Biozönosen in und am See gehabt haben könnten. Aufgrund des sehr steil abfallenden Uferbereichs haben sich geringe Seespiegelschwankungen jedoch nicht so stark auf den Seespiegelschwermetall auswirken (vgl. Abb. 121 A und B). Die steilen und instabilen Böschungen spiegeln sich auch in den in unregelmäßigen Abständen auftretenden Uferabbrüchen wider. Die-

se lösten höchstwahrscheinlich subaquatische Rutschungen aus, bei denen dann große Mengen ufernaher, grobklastischer Sedimente in Richtung Beckenzentrum transportiert wurden (LUTZ 1993e). Erst in einem späteren Stadium der See-Entwicklung, vermutlich mit schon erodiertem Tuffring, also einem flachen Relief (vgl. Verhältnisse in Messel), hatten auch schon geringe Seespiegelschwankungen größte Auswirkungen auf den Durchmesser des Sees (vgl. LUTZ 1998b: Abb. 3 u. 4). Klastische Turbidite sind zu diesem Zeitpunkt eher selten.

Wie Beobachtungen am subrezenten Maar von Ranu Lading auf Java, das dem ehemaligen Eckfelder Maarsee sehr ähnlich ist, gezeigt haben, kann im Verlauf eines Jahres der Seewasserspiegel um bis zu 10 m schwanken (müdl. Mitt. Dr. H. LUTZ). Dabei wird das Maar nur von kleinen Quellen und dem Regenwasser gespeist. Damit werden Änderungen der Seespiegelhöhe in diesem abflusslosen Maar vornehmlich durch den Niederschlag und die Verdunstung gesteuert.

Es zeigt sich, dass die saisonalen und auch langfristigen Seespiegelschwankungen in erster Linie von der jeweiligen Witterung abhängig sind. Diese sind meistens irreversibel und laufen in Zeiträumen ab, die Jahrhunderte bis sogar Jahrtausende dauern können. Als Ursachen für langfristige Schwankungen des Wasserspiegels kommen in Frage:

- Wärmeres Klima bei gleichbleibendem Niederschlag führt zu einer **Absenkung**.
- Tektonische Senkung im Ausflussbereich führt zu einer **Absenkung**.
- Kühleres Klima bei konstanter Niederschlagsmenge führt zu einem **Anstieg**.
- Klimagekoppelte Auswirkungen z.B. durch Variationen der Sonnenaktivität können zu **Hebungen** oder auch **Absenkungen** führen (siehe S. 180).
- Zunahme der Niederschlagsmenge bei konstanter Temperatur führt zu einem **Anstieg**.
- Syntektonische Verlandungstendenz im Ausflussbereich führt zu einem **Anstieg**.
- Tektonische Hebung im Ausflussbereich führt zu einem **Anstieg**.
- Posteruptiv/diagenetisch bedingte Kompaktion der Diatrem-Breccie und des bereits sedimentierten "Ölschiefers" führt zu einer **Absenkung**.

Durch die Kombination dieser Einzelursachen können sich die Hebungs- oder Senkungsbeträge addieren, subtrahieren oder aufheben. Auch im Falle des Eckfelder Maars wurden die Seespiegelschwankungen wahrscheinlich durch den Niederschlag und die Verdunstung gesteuert (Abb. 121), wenn man

die an subrezenten Maaren beobachteten Wasserspiegelschwankungen auch am ehemaligen Eckfelder Maarsee zugrunde legt. Es ist aber auch denkbar, dass Hangrutsche einen möglichen Über- oder Zulauf (vgl. dazu auch Bemerkungen zu Profilabschnitt II, S. 178) vorübergehend abgesperrt haben bzw. der aufgestaute See eine solche Barriere durchbrochen hat, so dass der Seespiegel sehr rasch auf sein früheres Niveau zurückging. Es sind jedoch keinerlei Sedimente wie z.B. "crevasse splay"-Ablagerungen überliefert, so dass derartige Überlegungen bis zum jetzigen Zeitpunkt spekulativ bleiben müssen. Hingegen ist durch topographische und morphologische Befunde die ehemalige Größe des Kratersees und damit auch die Höhe des Wasserspiegels (Wasserspiegel \pm auf Höhe des GW-Spiegels, d.h. wenige Meter unter der präeruptiven Landoberfläche) gut abschätzbar (u.a. PIRRUNG 1992, 1993).

Unter Einbeziehung auch paläontologischer Befunde - vor allem der Verteilung der Coleoptera - scheint sich die Hypothese von schwankenden Wasserspiegeln und damit auch wechselnden taphonomischen (z.B. unterschiedliche Transportweite) und geochemischen (z.B. Veränderung der Salinität) Bedingungen für den ehemaligen Eckfelder Krater-See zu bestätigen.

Besonders unter **anoxischen** Bedingungen, also während Phasen von Wasserhochständen und der Ausbildung einer stabilen Wasserschichtung (Abb. 121A) ist das Erhaltungspotential von Fossilien besonders gut. Das See-System war stabil, und äußere Einflüsse (z.B. subaquatische Rutschungen, Stürme, etc.) konnten durch das Mixolimnion eher "abgepuffert" werden. Hingegen ist bei Niedrigwasserständen und einer Durchlüftung des Wasserkörpers, vielleicht sogar bis an die Sedimentgrenze (?), (Abb. 121B) das Erhaltungspotential eher gering. Das See-System war zu diesem Zeitpunkt eher instabil und nicht durch das Mixolimnion "gepuffert", so dass Stürme oder auch subaquatische Rutschungen zu einer partiellen Durchmischung von Mixo- und Monimolimnion mit teils beträchtlichen Anstiegen, z.B. der Salinität im Mixolimnion [vgl. Befunde von LUTZ (1998b) für die Fossilagerstätte Sieblos], führen konnte.

Ein für das Grabungsprofil durchgeführter Vergleich der relativen Häufigkeiten der Coleoptera gegenüber den restlichen Ordnungen mit dem von MINGRAM (1994, 1998) bestimmten Sideritgehalt dieser Schichten erbrachte, dass in Profilabschnitten mit hohem Sideritanteil Coleoptera relativ häufiger sind als in Profilabschnitten mit geringem Sideritgehalt (LUTZ 2000) (siehe Abb. 122). Vor dem

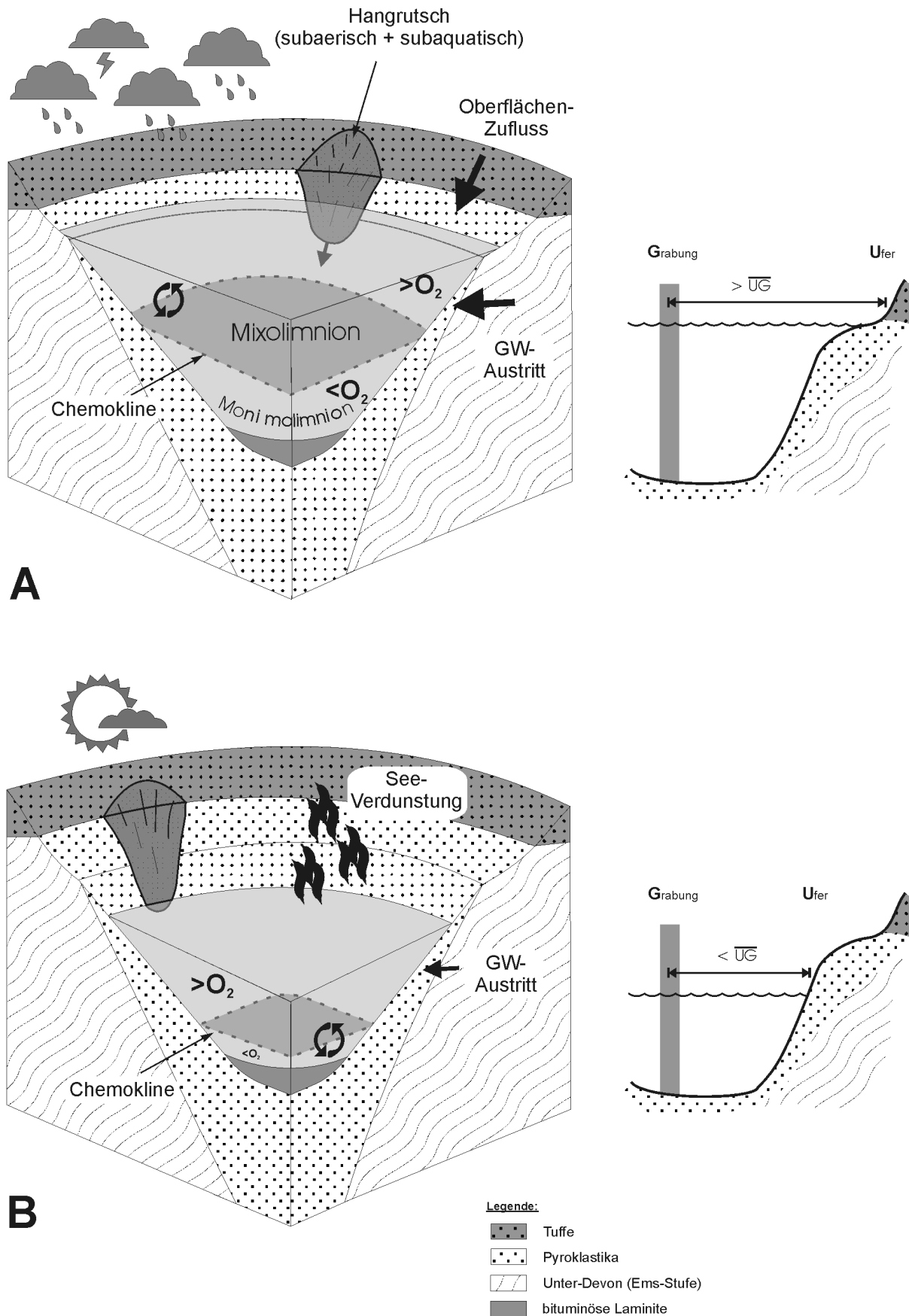


Abb. 121: Schematische Darstellung der See-Entwicklung des Eckfelder Maares zu bestimmten Zeitschnitten; A: Bedingungen unter Hochwasserstand, mit Ausbildung einer stabilen Meromixis; B: Bedingungen unter Niedrigwasserstand. Das System ist gegen äußere Einflüsse nicht mehr so gut "gepuffert". Vielleicht ist das ganze System kurzzeitig auch holomiktisch (?).

Hintergrund der Studien von LUTZ (1997, 1998a, b) gewinnen die durchgeführten Untersuchungen zur Isotopie der Siderite des Eckfelder Maares (FELDER 2002) nun eine besondere Bedeutung. Sie führten zu folgenden Ergebnissen, die bislang noch als Trends anzusehen sind, da die Probendichte in manchen Profilabschnitten noch sehr gering ist:

• Profil-Abschnitt I

- Das nahezu völlige Fehlen von Fischen und Muscheln beruht auf einer weitestgehenden Isolation des Sees.
- Steigender $\delta^{18}\text{O}$ -Wert hängt vermutlich mit einer verstärkten Verdunstung des Wasserkörpers zusammen.
- Niedrige $\delta^{13}\text{C}$ -Werte könnten auf eine Durchlüftung bis an die Sediment-Wasser-Grenze hindeuten (vgl. Abb. 121B), was das Erhaltungspotential von Fossilien natürlich stark herabsetzt. Es ist aber auch denkbar, dass in dieser Zeitspanne das Monimolimnion sehr geringmächtig gewesen ist.
- Häufige Schwankungen des Sideritgehaltes deuten auf stark wechselnden Input von Fe^{2+} durch detritischen Eintrag hin. Dies macht sich im Profil durch ein gehäuftes Vorkommen von turbiditischen Lagen bemerkbar. Durch die Vielzahl von subaquatischen Rutschungen sollte die Aufrechterhaltung einer stabilen Wasserschichtung erschwert worden sein.

• Profil-Abschnitt II

- $\delta^{13}\text{C}$ -Werte gehen deutlich zurück, was auf einen Eintrag von meteorischem Wasser hindeutet ("transgressive" Phase: Abb. 121A). Dies wird unterstützt durch ein gehäuftes Vorkommen von Muscheln (erstes Erscheinen ~ 40 cm unter KaLH) und Fischen, die eine Anbindung an ein Gewässernetz belegen (gestützt auch durch die Fazies, die stark sandig bis schluffig ist)
- Der Sideritgehalt nimmt kontinuierlich ab, was auf einen verminderten Eintrag von detritischem Material hindeutet [stärkere Aussüßung des Systems" (?)].
- Der Aufbau einer stabilen Wasserschichtung mit einem an Elektrolyten angereicherten Monimolimnion und weitestgehend stabilen Süßwasser-Verhältnissen im Mixolimnion (Hinweis könnte hier das erste "Fischmaximum" bei KaLH sein).
- Die Fundzahlen von Käfern und anderen Tiergruppen (z.B. Fische) steigen deutlich an.
- Die Zunahme des Seedurchmessers führt zu längerer "freier Wegstrecke" für driftende Insekten

• Profil-Abschnitt III

- Der Profilbereich zwischen Abschnitt II und III, wo die Sideritbildung kurzzeitig extrem hoch war (± 15 cm über KaLH) und Makrofossilien relativ selten sind (siehe Abb. 122), kann derzeit nicht befriedigend erklärt werden (mündl. Mitt. Dr. M. FELDER).

Denkbar wäre, dass nach diesem Event der See zunehmend isoliert wurde und die Absenkung des Wasserspiegels durch Evaporation eine immer größere Rolle spielte. Das Monimolimnion wird stärker salinar, wodurch sich auch seine spezifische Dichte erhöht (Filter für absinkende Insekten, vgl. Abb. 119, Punkt f).

Es ist nicht auszuschließen, dass es durch subaquatische Rutschungen (z.B. vor allem Markerhorizont KaLH⁴ und andere, aber nicht HT) zu einer partiellen und zeitlich begrenzten Durchmischung beider Wasserkörper gekommen ist, wodurch z.B. die Salinitätswerte in den oberen Wasserschichten deutlich erhöht wurden. Hinweis hierfür liefern die Salinitätsansprüche mancher Ostrakoden, die hier in Massenschichten auftreten (GRUBER & SCHÄFER 2000). Ferner haben solche partiellen Durchmischungen einen starken Effekt auf Süßwasser-Organismen, wie sich an den Fundzahlen der Fische zeigt (siehe Abb. 122). Die Seespiegelschwankungen könnten in diesem Profilabschnitt gegensinnig zur Sideritkurve verlaufen (Abb. 122) (mündl. Mitt. Dr. H. LUTZ).

- Der erneute Anstieg der Fundzahlen von Muscheln, Fischen und Insekten deutet dann wieder auf "normale" Bedingungen nach diesen "Mixis-Ereignissen" hin.
- Die Isotopiewerte nehmen stark ab, was mit einer starken Evaporation und Abnahme des Seewasserspiegels korreliert werden kann. Die Käferfundzahlen nehmen ab (vgl. basale Bereiche von Profil-Abschnitt I).

4. Es ist hier zu beobachten, dass HT auf dem Weg ins See-Zentrum stark erodiert hat. An manchen Stellen sogar bis mindestens 15 cm unter KaLH (vgl. LUTZ 1993e). Wieviel er im Bereich der Grabungsstelle erodiert hat, lässt sich heute nicht mehr entscheiden. Der Leithorizont HT kann die kurzzeitige extreme Sideritbildung (Peak an der Grenze II/III) nicht verursacht haben, da er erst viel später einsetzt. Der sideritreiche „Ölschiefer“ ist zudem in diesem Profilabschnitt (0 bis ± 15 cm über KaLH) stark turbidisch geprägt (mündl. Mitt. Dr. H. LUTZ).

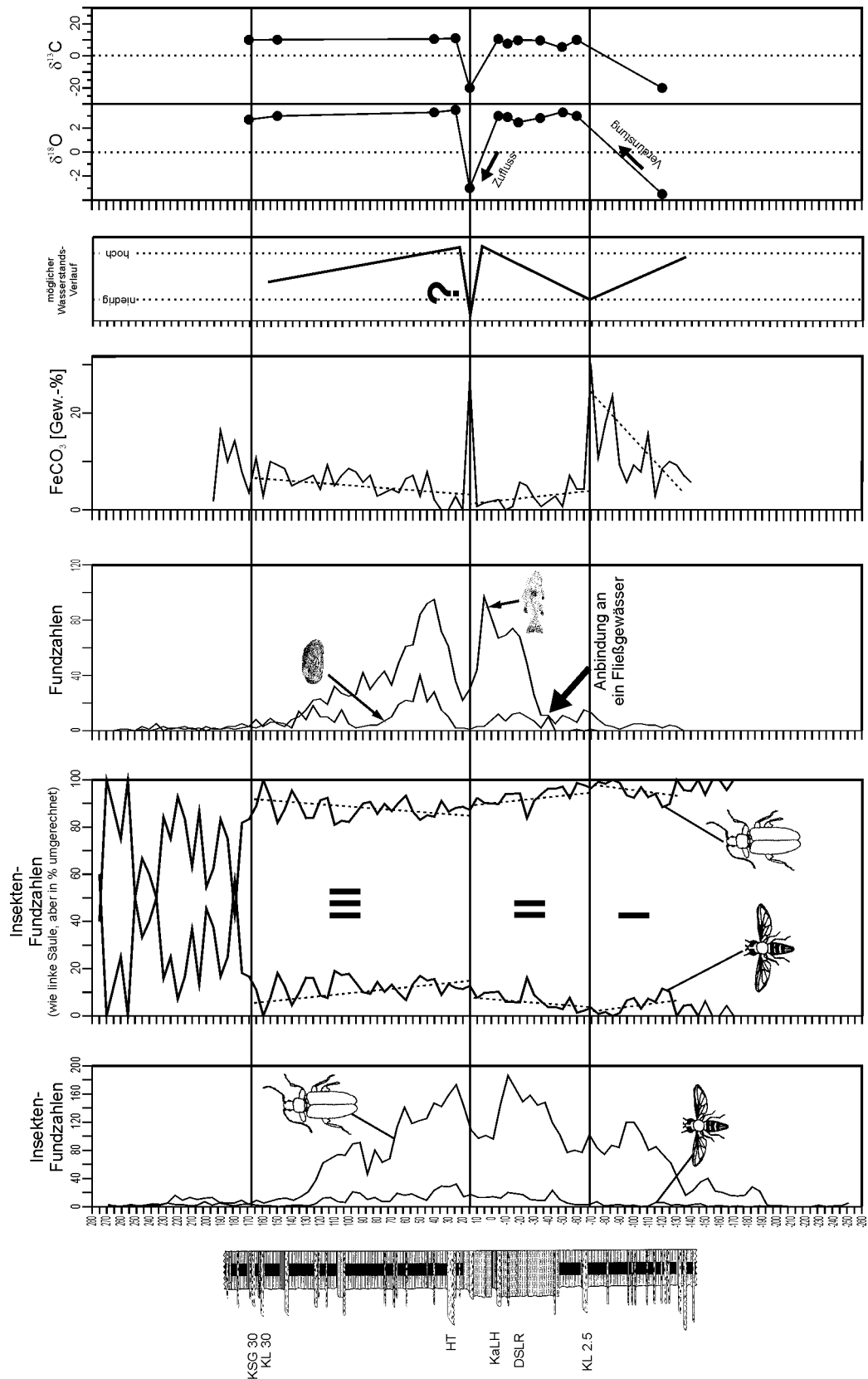


Abb. 122: Vergleich von Fossilfunden, Sideritgehalt und Isotopie im Grabungsprofil des Eckfelder Maares (zusammengestellt nach Daten von MINGRAM 1994; FELDER 2000; LUTZ 2000 und eigenen Daten).

Zusammenfassend lassen sich die vorliegenden Daten für den mittleren Abschnitt des Grabungsprofils (Abschnitt II) dahingehend interpretieren, dass während dieser Phase der See-Entwicklung ein "offenes System" mit Wasserhochständen bestand, während die Bereiche der liegenden und hangenden Abschnitte (I und III, vielleicht noch der untere Bereich von Abschnitt II) bei Niedrigwasserständen in einem überwiegend "geschlossenen System" zur Ablagerung kamen (FELDER 2002) (vgl. auch Abb. 121 A und B). Dies deckt sich mit dem von LUTZ (2000) anhand taphonomischer Daten entwickelten Modell.

Eine weiterer Ansatz, der sich im Hinblick auf eine möglichst genaue paläoökologische und paläoklimatologische Rekonstruktion ergibt, sind die deutlichen "jahreszeitlichen" Unterschiede und komplexen, klimagekoppelten Wechselwirkungen in den laminierten Sedimenten. Mit Hilfe von Zeitreihenanalysen lässt sich zumindest für Teilbereiche des Grabungsprofils eine deutlich klimagekoppelte Dynamik in den feinklastischen Laminiten nachweisen. Diese Dynamik, die sich im wesentlichen in der Dicke der Laminen äußert, spiegelt vermutlich dominierende Periozitäten von 11 und ~22 Jahren der Sonnenaktivität wider (MINGRAM 1994, 1998; VOS & MINGRAM 2002). Zu ähnlichen Ergebnissen sind auch EL BAY et al (2002) nach Untersuchungen an Bohrkernen aus der Grube Messel gekommen.

In diesem Zusammenhang zeigt eine Beobachtung für den Zeitraum von 1860 bis 1990 eine signifikante Übereinstimmung zwischen der Länge der Sonnenfleckenzyklen und den Temperaturabweichungen vom Weltjahresmittel (Abb. 123). Solche unterschiedlichen Intensitäten der Globalstrahlung könnten auch in der erdgeschichtlichen Vergangenheit für eine kurz- oder auch langfristige Zu- oder Abnahme der Lufttemperaturen, einer Veränderung von Meeresströmungen und der atmosphärischen Zirkulation sowie der Niederschläge geführt haben, aus denen wiederum Effekte auf die Biosphäre resultieren (BERNER & STREIF 2001) (vgl. Profil-Abschnitt II).

In diesem Zusammenhang seien auch die Ergebnisse der umfassenden Untersuchungen der Insekten aus der Maíz Gordo Formation (Paleozän/Eozän) in Argentinien genannt. PETRULVICIUS (2001, 2002) kann hier aufgrund markanter Faziestypen und der Vergesellschaftung von Insekten, bestimmte "Elementary taphonomic sequences (ETS)" und untergeordnete "Taphosequenzen" unterscheiden, die er mit periodischen Schwankungen (Milankovitch-Zyklen) in Verbindung bringt.

Fazit: Bei der Interpretation, insbesondere beim Schluss auf terrestrische Effekte (z.B. "jahreszeitlichen" Schichtung in laminierten Sedimenten) und atmosphärische Parameter (z.B. Temperaturerhöhung), ist meines Erachtens Vorsicht geboten, da vielleicht auch nur scheinbare Zusammenhänge auf-

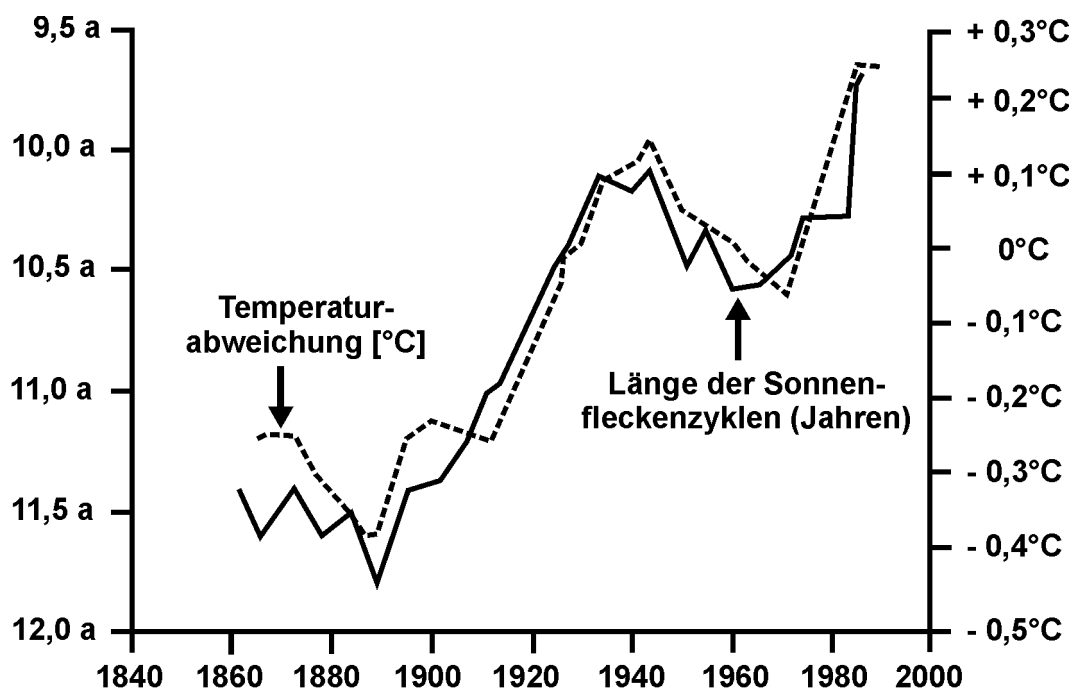


Abb. 123: Beziehungen zwischen der Länge der Sonnenfleckenzyklen und der Temperaturänderung im Zeitraum von 1860 bis 1990 (verändert nach BERNER & STREIF 2001).

treten können. Dennoch sind die bisherigen Ergebnisse ein weiterer Schritt hin zu einem besseren Verständnis der Prozesse, die in einem meromiktischen See ablaufen. Sie zeigen ferner, dass für die Interpretation von Taphozöosen nicht nur gründliche systematisch-taxonomische und taphonomische Untersuchungen wichtig sind, sondern dass daneben auch sedimentologische und organisch-geochemische Methoden zur Klärung dieser komplexen Vorgänge, beitragen können.

17.4 Beziehungen der Eckfelder Insekten zu anderen eozänen Fundstellen – Ausgewählte Beispiele

• Baltischer Bernstein

Sowohl für die Paussinae und Apinae (WAPPLER & ENGEL 2002; WAPPLER & ENGEL im Druck) als auch für Angehörige der Gerromorpha (WAPPLER & ANDERSEN submitt.) ist festzustellen, dass aus den limnischen Ablagerungen des Eckfelder Maars erstmals Taxa vorliegen, die bislang nur aus dem Baltischen Bernstein beschrieben waren (WAPPLER in Vorb.). Die Bedeutung dieser Befunde liegt darin, dass sie, trotz der im Vergleich z.B. zu Säugetieren stratigraphisch sicher größeren Reichweite von Insektengenera einen erstmals konkreten biostratigraphischen Hinweis auf ein möglicherweise mitteleozänes Alter des Baltischen Bernsteins geben, wie dieses auch schon von anderer Seite diskutiert wurde (u.a. RITZ-KOWSKI 1997; WEITSCHAT & WICHARDT 1998). Neuestes Beispiel ist die Entdeckung der neuen Insektenordnung Mantophasmatodea, die fossil aus dem Baltischen Bernstein und rezent mit mehreren Gattungen in Namibia vertreten ist (ARILLO et al. 1997; ZOMPRO 2001).

• Messel und Geiseltal

Durch die in der Grube **Messel** durchgeführte Forschungsbohrung konnte inzwischen zweifelsfrei bestätigt werden, dass die Gesteine der Messel-Formation in einem Maarsee abgelagert wurden (HARMS 2002; LIEBIG 2002; LIEBIG & GRUBER 2000). Die auffälligen Übereinstimmungen zwischen Eckfeld und Messel hinsichtlich Fazies, Fossilführung und -erhaltung (u.a. NEUFFER et al. 1996; SCHAAL & ZIEGLER 1988) finden damit eine plausible Erklärung. Beide Seen hatten aufgrund gleicher Genese eine vergleichbare Topographie und zumindest in der Frühphase ihrer Entwicklung auch eine ähnliche Hydrologie (kleines Einzugsgebiet, Meromixis, Anbindung an nur kleine Fließgewässer, etc.). Die Vegetation in der Umgebung beider Seen war, wie sich immer deutlicher zeigt

(u.a. NICKEL 1996; WILDE & FRANKENHÄUSER 1998; WILDE et al. 2001), offensichtlich von zonalen Elementen geprägt und zeigt trotz des Altersunterschiedes von ca. 4-5 Ma (Messel wird anhand biostratigraphischer Befunde auf 49 Ma geschätzt), zahlreiche Übereinstimmungen. Dies macht erstmals einen Vergleich der Insekten-Taphofaunen auf supraspezifischer und im Falle der Angehörigen der †Formiciinae sogar auf spezifischer Ebene möglich (siehe "Systematischer Teil"). Befunde von beiden Fundstellen ergänzen sich in idealer Weise zu einem komplexen Bild der mitteleozänen Flora und Fauna Mittel-Europas.

Die **Geiseltal**-Abfolge umspannt zwar das gesamte Mittel-Eozän, doch unterscheidet sich dieser Fundkomplex grundsätzlich von Messel und Eckfeld bezüglich seiner Bildungs- und Ablagerungsbedingungen und somit auch hinsichtlich der biostratigraphischen und diagenetischen Prozesse (z.B. KRUMBIEGEL et al. 1983). Die Floren von Eckfeld und Messel sind sich trotz ihres Altersunterschiedes ähnlicher als die aus jeweils altersgleichen Horizonten stammenden, aber stärker azonal geprägten Floren der Geiseltaler Braunkohlensümpfe (WILDE 1995; WILDE et al. 2001). Dies lässt für das Geiseltal auch damit einhergehende Unterschiede in der Zusammensetzung der Insektenfauna erwarten. Ein detaillierter Vergleich der Käfer-"Faunen" der Grube Messel und des Geiseltales von HÖRNSCHEMEYER et al. (1995) hat dies bereits bestätigt. Auf Gattungs- und Artenebene unterscheiden sich beide Fundstellen deutlich voneinander. Damit ergänzt die Insektentaphozönose des Geiseltales die Befunde aus Eckfeld und Messel in vielerlei Hinsicht in faunistischen wie auch taphonomischen Aspekten.

Ein Vergleich der Fundstellen (Eckfeld – Messel – Geiseltal) im Hinblick auf die gut untersuchte Buprestiden-Fauna (vgl. HÖRNSCHEMEYER & WEDMANN 1994; WEDMANN & HÖRNSCHEMEYER 1994; WEIDLICH 1987) zeigt, dass die Tapho-Faunen von Eckfeld und Messel einander sehr ähnlich sind, was sich ebenfalls für Angehörige der Cupedidae, Elateridae, Buprestidae, Chrysomelidae, Brentidae oder auch Colydiidae bestätigen lässt. Bezüglich der Elateriden liegen bislang die Arbeiten von TRÖSTER (1991, 1992a, 1993a, 1994a, b, 1999) für die Grube Messel vor. Die Untersuchungen am Eckfelder Material (TRÖSTER 1992a; diese Arbeit) belegen deutlich, dass auch hier innerhalb der Elateridae die Unterfamilie Phyrophorinae mit ca. 61 % dominant vertreten ist (Abb. 58). Dies stimmt mit den Angaben von TRÖSTER (1994a, 1999) für die Grube Messel

überein. Vergleichbar ist auch das Gattungsspektrum der beiden Fundstellen innerhalb der Phyrophorinae. Wie in Messel, so konnten auch in Eckfeld folgende Gattungen der Tribus Agrypnini nachgewiesen werden: *Macropunctum*, *Agrypnus*, *Lanelater* und *Lacon*. Dabei ist die lediglich fossil bekannte Gattung *Macropunctum* am häufigsten. Diese deutliche Übereinstimmung ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die gemeinsamen Floren der beiden Gebiete zurückzuführen.

Ein Neufund aus dem Eckfelder Maar (PE_2000/2213, LS), der zu den Elateriden zu stellen ist, zeigt eine dreidimensionale Erhaltung der männlichen Geschlechtsanhangsdrüsen (**Ektadenien**) (siehe S. 93), wie sie bislang nur aus Messel und dem Geiseltal bekannt war. Obwohl sich Eckfeld und Messel im Hinblick auf die chemischen Bedingungen am Grunde der Seen (erhöhte pH-Werte, etc.) von denen der Geiseltalsümpfe (? saures Milieu) unterscheiden haben dürften, kann es dennoch gelegentlich zu einer übereinstimmenden Überlieferung von Drüsen(sekrete) in dreidimensionaler Erhaltung kommen. Die Ursachen dafür sind derzeit noch völlig unbekannt.

• Großbritannien

"London clay" (unteres Eozän): Bei der Tosnsteinabfolge handelt es sich um marine Ablagerungen, die vornehmlich an der Ost-Küste Großbritanniens zu Tage treten. Ihr Alter wird auf ca. 49-52 Ma geschätzt (COLLINSON 1983). Das terrestrische Material (Pflanzen- und Insekten-Reste) ist vermutlich über ein weit verzweigtes Flusssystem ins Meer gelangt, wobei für die Insekten im allgemeinen ein Driften auf Baumstämmen angenommen wird (RUNDLE & COOPER 1971), wofür die hohe Anzahl xylophager Käfer-Taxa spricht. Die Flora gehörte wahrscheinlich dem arktotertiären Floren-Komplex an und repräsentiert einen paratropischen Regenwald (COLLINSON 1983; MAI 1995), der bis in das untere Eozän weit in nördliche Breiten reichte. Die ursprüngliche Distanz zwischen der Küstenlinie und dem Ablagerungsort der Insekten ist nicht mehr genau zu ermitteln, jedoch werden von COLLINSON (1983) mindestens 80 km angenommen.

Die bislang ausführlichsten Untersuchungen der Insektenfauna des London Clay's stammen von BRITTON (1960) und VENABLES & TAYLOR (1963). Das gesamte Fossilmaterial umfasst ca. 231 Exemplare. In der Hauptsache handelt es sich um isolierte Elytren und z.T. dreidimensional, in Pyrit, erhaltene Käfer. Bei den Käfern dominieren vor allem Angehörige der Curculionidae, Anobi-

idae und untergeordnet auch der Eucnemidae, Scarabaeidae und Throscidae. Eine Liste aller bislang beschriebenen Taxa findet sich bei JARZEMBOWSKI (1992). Heteroptera sind bislang nur durch drei Familien nachgewiesen (JARZEMBOWSKI 1986). Abgesehen von der hohen Anzahl der Käfer-Taxa (vor allem Curculionidae), die vornehmlich an kleinräumige Habitate, wie absterbende Bäume, moderne Stämme oder auch verpilztes Holz, gebunden sind, sind keine engeren Beziehungen zur Eckfelder Insekten-Fauna zu sehen. Jedoch muss berücksichtigt werden, dass es sich hier um marine Ablagerungen handelt, welche sich nur bedingt, im Hinblick auf taphonomische Prozesse, mit limnischen Ablagerungen vergleichen lassen.

• Spitzbergen

"Taxodium-Schichten" (Eozän): Aus den sogenannten "Taxodium-Schichten" auf Spitzbergen sind bislang nur 25 Insektenfossilien bekannt, die überwiegend aus isolierten Elytren-Resten und nur einem fragmentarisch erhaltenem Ichneumoniden-Abdomen, bestehen. Eine letzte umfassende Bearbeitung erfolgte durch BIRKET-SMITH (1977).

Engere Beziehungen zwischen der Insekten-Fauna von Spitzbergen und dem Eckfelder Maar werden allerdings nur durch den Nachweis von *Athous holmgreni* (HEER) angedeutet (vgl. S. 92). Ansonsten sind keinerlei auffallende generischen Übereinstimmungen vorhanden. Es dominieren vor allem Angehörige der Buprestidae, Elateridae, Throscidae und Chrysomelidae, wie dies z.B. auch von Eckfeld und Messel bekannt ist.

• Nord-Amerika

Paläogene Insekten-Fundstellen sind auf dem nordamerikanischen Kontinent besonders zahlreich (u.a. LABANDEIRA 2002; LABANDEIRA et al. 2001). Über zwei Nordeuropa-Nordamerika-Migrationsrouten ("Thule Brücke" und "DeGeer-Route") war ein intensiver Faunen- und Florenaustausch zwischen den beiden Kontinenten möglich, was sich vor allem in einer sehr ähnlichen Säugetierfauna in Europa und den Rocky Mountains äußert (STORCH & SCHAARSCHMIDT 1992). Auch die Paläobotanik liefert immer wieder bemerkenswerte Beispiele, die einen intensiven paläogenen Florenaustausch belegen (u.a. MAI 1995; MANCHESTER 1999). Im Hinblick auf mögliche Beziehungen zwischen Insekten-Faunen beider Kontinente haben bislang nur wenig vergleichende Untersuchungen stattgefunden.

Für die Fundstelle **Florissant** (oberes Eozän: ca. 35 Ma) liegen bislang die meisten Daten vor. Es

handelt sich hierbei um Ablagerungen eines großen See-Systems (vermutlich ebenfalls meromiktisch), das durch einen Lava-Strom aufgestaut wurde. Auf Basis der Daten der Arbeit von SCUDDER (1890) liegen bislang mehr als 16000 Funde vor.

Ein Vergleich mit den Insekten aus dem Grenzbe-
reich Paleozän/Eozän der Fur-Formation in Däne-
mark erbrachte eine große taxonomische Überein-
stimmung vieler Insekten-Taxa, vor allem bei An-
gehörigen der Hemiptera und Orthoptera (RUST
1999).

Ähnlich enge Beziehungen mit Nord-Amerika ze-
igen sich auch bei einem Vergleich mit Funden aus
Enspel (WEDMANN 2000). Hier liegen z.T. sogar
artliche Übereinstimmungen für Angehörige der
Odonata, Diptera und Hymenoptera vor, was auf-
grund des deutlichen Alterunterschiedes von mehr
als 10 Ma, überraschend ist.

Für die Insekten-Taphozönose aus dem Eckfelder
Maar ließen sich derartig enge taxonomische
Übereinstimmungen mit Nord-Amerika bislang
nur für Angehörige der Gattung †*Formicium* be-
legen, die derzeit nur mit einer Art aus der mitteleo-
zänen Wilcox-Formation bekannt ist, ansonsten
aberauf europäische Fundstellen beschränkt ist
(LUTZ 1986).

Im Hinblick auf weitere faunistische Übereinstim-
mungen zeigen sich zumindest bei einigen Ange-
hörigen der Auchenorrhyncha habituelle Überein-
stimmungen, die sich vornehmlich in der Muste-
rung der Flügel äußert (vgl. Abb. 19 u. 20, Taf. 3,
Fig. d und g, vorl. Arbeit, mit Taf. 7, Fig. 4 bei
SCUDDER 1890). Die Gattung *Tettigonia* ist in den
Ablagerungen von Florissant mit mehreren Arten
zahlreich vertreten. Auch in anderen tertiärzeitli-
chen Fundstellen der USA sind sie nach den Anga-
ben von SCUDDER (1890: 302) nachgewiesen.
Jedoch ist ein Großteil der Fauna von Florissant
stark revisionsbedürftig. Im Falle der Gattung *Tet-
tigonia* ist der für die fossile Form vergebene Na-
men nicht gültig (ICZN Artikel 23) und muss
ersetzt werden, da er doppelt vergeben wurde. Der
Gattungsname *Tettigonia* ist bereits durch eine re-
zente Langfühlerschrecken-Gattung belegt [*Tet-
tigonia* LINNAEUS (Orthoptera: Ensifera: Tettigoni-
oidea: Tettigoniidae)].

Weshalb sich in den Eckfelder Ablagerungen bis-
lang nur so geringe Übereinstimmungen mit nord-
amerikanischen Insekten-Taphofaunen finden las-
sen, kann derzeit nicht befriedigend erklärt wer-
den. Möglich wäre eine kurzzeitige Unpassierbar-
keit der N-Europa-N-Amerika-Migrationsrouten
(STORCH & SCHAARSCHMIDT 1992), was aber in

gewisser Weise den Angaben von MANCHESTER
(1999: 501) widerspricht. Er kommt zu folgendem
Schluss: „Through the early and middle Eocene,
similarities between the flora of western North
America and western to central Europe became
very pronounced with numerous shared genera...“.
Andererseits sind viele der Funde, speziell der In-
sekten, aus dem Paläogen Nord-Amerikas revisi-
onsbedürftig. Eine Neubearbeitung der Funde
könnte hier in Zukunft zu einer besseren Ver-
gleichbarkeit führen (vgl. auch S. 187).

In diesem Zusammenhang sollte auch die **Green
River Formation** erwähnt werden. Sie bedeckt
eine Fläche von etwa 100000 km² in Wyoming,
Utah und Colorado und wurde in einer Zeitspanne
von 12 Ma während des frühen Mittel-Eozäns abge-
lagert. Sie besteht vorwiegend aus Karbonatgestei-
nen, in die bitumenreiche Ölschiefer eingeschaltet
sind. Einzelfunde fossiler Insekten wurden bereits
von SCUDDER (1879) bearbeitet. Bis heute liegt
aber noch keine Bearbeitung der Gesamtfaina
oder gar Angaben zur Zusammensetzung der loka-
len Taphozönosen vor. Systematische Grabungen
wurden aber in den letzten durch die University of
California durchgeführt (mündl. Mitt. Dr. H.
LUTZ), so dass hier in den nächsten Jahren Daten
zu erwarten sind.

17.5 Beziehungen der Eckfelder Insekten zu rezenten Faunen

Bei der systematischen Bearbeitung der Eckfelder
Insekten-Taphozönose hat sich gezeigt, dass ein
Großteil der nachgewiesenen Taxa heute ihren Ver-
breitungsschwerpunkt in subtropischen bis tropi-
schen Klimaten hat. Taxa, die heute eine vorüber-
gehend paläarktische bis holarktische Verbreitung
aufweisen, treten zahlenmäßig stark zurück (siehe
auch Kap. 3.2.3). Betrachtet man den hohen Anteil
phyto- und xylophag lebender Insekten, z.B. bei An-
gehörigen der Hemiptera und Coleoptera, so lässt
sich hier vermutlich ein deutlicher Hinweis auf eine
ko-evolutive Entwicklung und Ausbreitung zwi-
schen den Insekten einerseits und den Pflanzen an-
dererseits aufzeigen („phytospreeding“). MAI
(1995: 444 ff.) verweist hier insbesondere auf die
heutige Verbreitung der "arktoterziären Florenele-
mente" im SE-asiatischen Bereich.

Im folgenden sind einige Beispiele für Insekten-
Taxa aufgeführt, die auf bestimmte tiergeographi-
sche Regionen beschränkt sind oder zumindest dort
ihren größten Artenreichtum haben:

- Nearktis / Paläarktis / Holarktis

Membrancioidea: Angehörige sind zwar weltweit verbreitet, aber sie besitzen jedoch einen Verbreitungsschwerpunkt in der Nearktis und Neotropis

Donaciinae: größte Verbreitung in den gemäßigten Breiten der Holarktis

Limoniidae: *Dicranoptycha* 23 sp. in der Nearktis. Sie ist aber auch artenreich in der Äthiopis vertreten

Dermestidae: *Attagenus* 77 sp. in der Paläarktis; fehlt in der Neotropis

Mycetophiloidae: größte Verbreitung in der Holarktis

Lucanidae: habituell stimmen die Funde aus Eckfeld mit der Gattung *Sinodendron* überein, die heute ihre größte Verbreitung in der Paläarktis hat

Cydnidae: habituell stimmen einige Taxa aus Eckfeld mit Angehörigen der Seherinae überein, die heute ihre größte Verbreitung in der Paläarktis haben

- Neotropis

Blattaria: viele Angehörige sind heute nur noch in der Neotropis verbreitet

Alticinae: 49 % aller Gattungen sind heute in der Neotropis verbreitet

Scarabaeidae: viele Angehörige (z.B. Aphodiinae, Rutellinae) haben ihre größte Verbreitung in der Neotropis

Chrysomelidae: *Lamprosoma* heute beschränkt auf die Neotropis

Odonata: Thaumatopterygidae (1 sp. in Costa Rica)

- Äthiopis / Orientalis

Buprestidae: *Julodis* (41 Arten), viele Angehörige der Tribus Agrilini und Coroebini

Elateridae: z.B. *Lacon* und diverse andere Taxa der Schnellkäfer

Apinae: zeigen nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu ursprüngliche Gruppen langzüngiger Bienenarten südlich der Sahara und SE-Asiens

Brentidae: mehr als 150 Gattungen im indopazifischen Raum (Australis, Wallacea, ± Neotropis)

Fulgoridae: *Lycorma* (4 Arten) in Indien, China und Japan

- Australis

Mastotermitidae: *Mastotermes* sp. beschränkt auf NW-Australien und Papua-Neuguinea

Tenebrionidae: Diaperinae vornehmlich in der Australis und Orientalis

17.6 Möglicher Einfluss des Klimas auf die Entwicklung der Insekten im Tertiär

Das Klima ist sowohl für die biogeographische als auch evolutive Entwicklung von besonderer Bedeutung, weil es als einziger abiotischer Faktor die großräumige Verteilung der Vegetation und damit verbunden auch die Verbreitung vieler Tierarten bedingt.

Betrachtet man die letzten 67 Ma der klimageschichtlichen Entwicklung der Erde, so lassen sich in diesen Zeitraum vier prägnante Perioden unterscheiden (vgl. Abb. 124):

1. Das frühe Paläogen (55-50 Ma) war vermutlich die wärmste Zeit des Känozoikum. Die Temperaturen in den tiefen Ozeanen und der Meeresspiegel erreichten ihre höchsten Werte (ZACHOS et al. 2001). Bis 45° nördl. Breite herrschte vermutlich ein tropisches Klima (noch in Ellesmere Island, westlich von Grönland, wurden fossile Überreste von Alligatoren und Lemuren gefunden).
2. Nach einem beträchtlichen Temperaturanstieg im Unter-Eozän kam es im Verlauf des Eozän zu einer allmählichen Abkühlung. Gegen Ende des Eozän kam es zu einem dramatischen Temperaturrückgang. Dieser dürfte mit einer ersten Gletscherbildung in der Antarktis korrelieren (vgl. Abb. 124). Die Grenze Eozän–Oligozän ist durch einen Faunenschnitt gekennzeichnet, der sowohl die Flora als auch die Fauna betrifft (u.a. PROTHERO 1992, 1994). In der europäischen Säugetierfauna dokumentiert sich dieser Faunenumbruch als "la Grand Coupure" (*sensu* STEHLIN 1909).
3. Nach einer Phase gleichbleibend milden Klimas im frühen Miozän (~20-15 Ma) wird für das mittlere Miozän (~15 Ma) eine deutliche Zunahme der $\delta^{18}\text{O}$ -Werte sowie ein weiteres Absinken des Meeresspiegels beobachtet (mittelmiozänes Klimaoptimum).
4. Im Pliozän (3,2-2,4 Ma) zeigen sich dann erste Anzeichen größerer Vereisungen.

Aussagen über Klimaschwankungen im europäischen Tertiär basieren bislang im wesentlichen auf paläobotanischen Untersuchungen (z.B. MAI 1995; WILDE 1989). Angaben, die vor allem von $\delta^{18}\text{O}$ -Werten benthischer und pelagischer Foraminiferen stammen, können für die Interpretation festländischer Ablagerungen nur bedingt genutzt werden. Es hat sich aber auch gezeigt, dass Insekten als Indikatoren für den Wechsel, insbesondere kleinräumiger Umweltbedingungen genutzt werden können (u.a. LUTZ 1984b, 1990, 1998b; RUST 1999; WED-

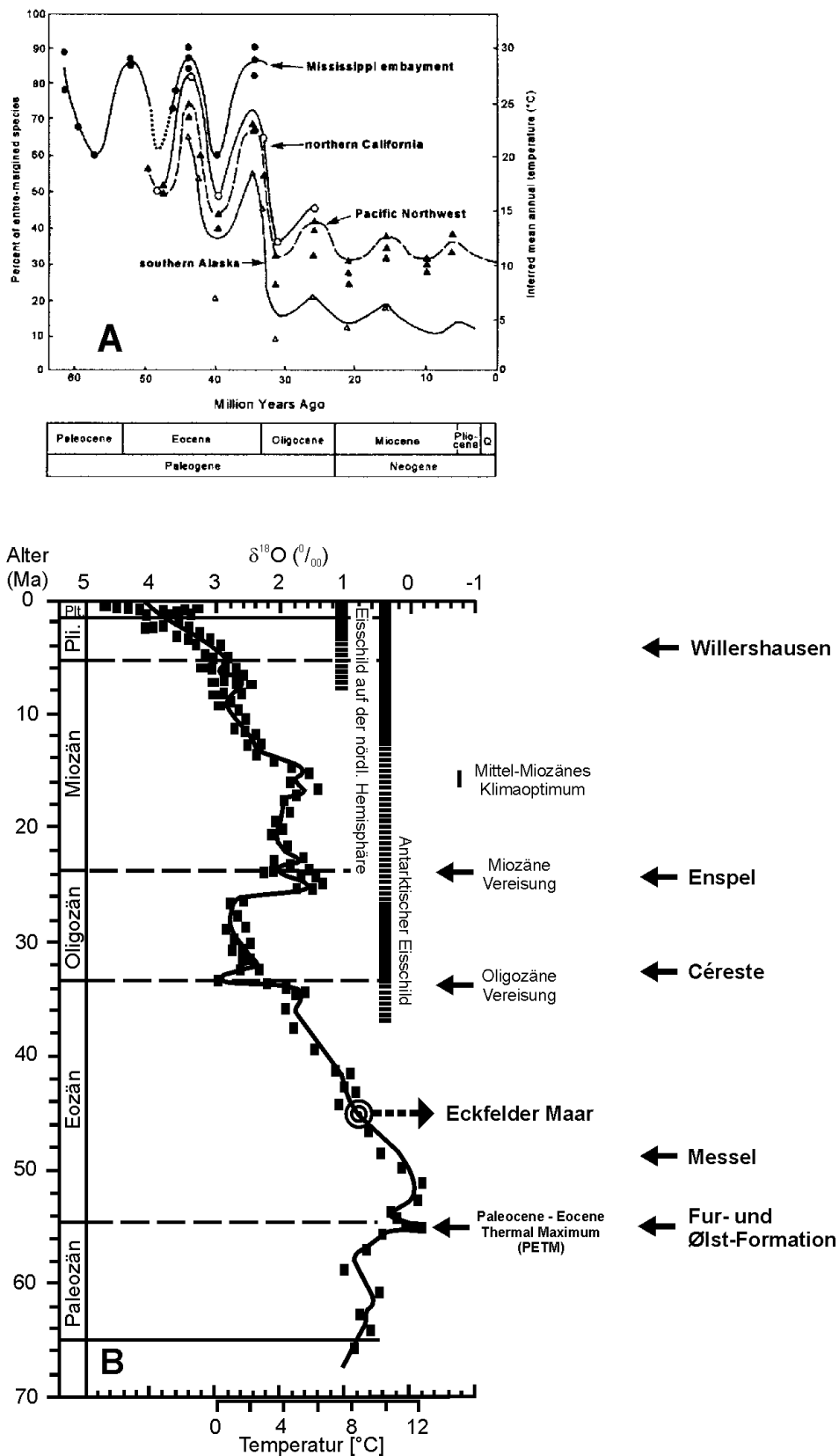


Abb. 124: Abschätzung der Jahres-Mitteltemperatur terrestrischer und mariner Habitate im Tertiär. A: Jahres-Mitteltemperatur über N-Amerika aus der Verbreitung temperaturlimitierter Pflanzen (nach WOLFE 1978); B: Entwicklung der Ozean-Temperaturen, anhand von Sauerstoff-Isotopen, gemessen an benthischen Foraminiferen (nach ZACHOS et al. 2001).

MANN 2000). Dabei kommt der Analyse der Maar-sedimente, die aus einer Vielzahl von paläogenen und neogenen Vorkommen bekannt sind, eine besondere Bedeutung zu. Aufgrund der Möglichkeit einer stratigraphisch hochauflösenden Analyse können hier die Insekten, in Kombination mit anderen Proxy-Parametern (siehe S. 178), für jeweils Zeiträume von bis zu mehreren 100000 Jahren, ein recht detailliertes Bild über schwankungen des Klimas vermitteln.

17.6.1 Evolutive Entwicklung der Insekten im Tertiär

Im Hinblick auf die Evolution der Insekten zeichnet sich das Tertiär durch eine enorme Diversität aus. Dabei hatten die Ereignisse an der K-T-Grenze praktisch keinen Effekt auf die Diversität der Insekten gehabt, wie neueste Untersuchungen an den Sedimenten der Fur- und Ølst-Formation oder auch der Santana-Formation zeigen (LABANDEIRA & SEPKOSKI 1993; RUST 1999). Es lassen sich immer mehr Taxa bis in die Unter-Kreide zurückverfolgen (JARZEMBOWSKI & ROSS 1996).

Im Paleozän und Eozän erscheinen sukzessive 223 neue Insekten-Familien erstmals im Fossilbericht. Bis zum Ende des Tertiär sind es insgesamt weit über 300 neue Familien, die erstmals auftreten (LABANDEIRA & SEPKOSKI 1993).

Im gleichen Zeitraum sind nach Angaben von JAR-

ZEMBOWSKI & ROSS (1996) nur 19 Familien ausgestorben. Dies ist im Vergleich für die in diesen Zeitabschnitt (besonders nach dem untereozyänen Klimaoptimum) postulierte Temperaturabnahme (u.a. IVANY et al. 2000; ZACHOS et al. 2001) erstaunlich wenig, wenn man bedenkt, dass der überwiegende Anteil von Insektentaxa auf Klimaschwankungen sehr sensibel reagiert.

Eine Interpretation solcher Daten ist aber immer mit Vorsicht zu betrachten. Zum einen sind der Bearbeitungsstand und die Verfügbarkeit von Insektenfundstellen nicht für jeden Zeitabschnitt der Erdgeschichte gleich gut. Besonders triassische und jurassische Fundstellen sind in Russland gut dokumentiert (u.a. RASNITSYN & QUICKE 2002). Hingegen ist unsere Kenntnis über die Evolution der Insekten in der Ober-Kreide mangels ergiebiger Fundstellen noch sehr gering. Auch aus paleozänen (u.a. RUST 1999) und pliozänen (u.a. MEISCHNER 2000) Ablagerungen sind nur wenige Insektenfundstellen bekannt, so dass aus diesem Zeitabschnitt bislang kaum Informationen vorliegen. Zum anderen gibt es eine große Diskrepanz zwischen der Datenbasis auf Familien- und Gattungsniveau. Betrachtet man die Entwicklung der Insekten auf Gattungsebene (Datenbasis CARPENTER 1992), so zeigt sich ein deutlicher Einschnitt im Bereich der K-T-Grenze und ein markanter Anstieg im Mittel-Eozän (Abb. 125). Durch die Umdatierung des Baltischen Bernsteins auf das Ober-Eozän (CARPENTER stellte ihn noch

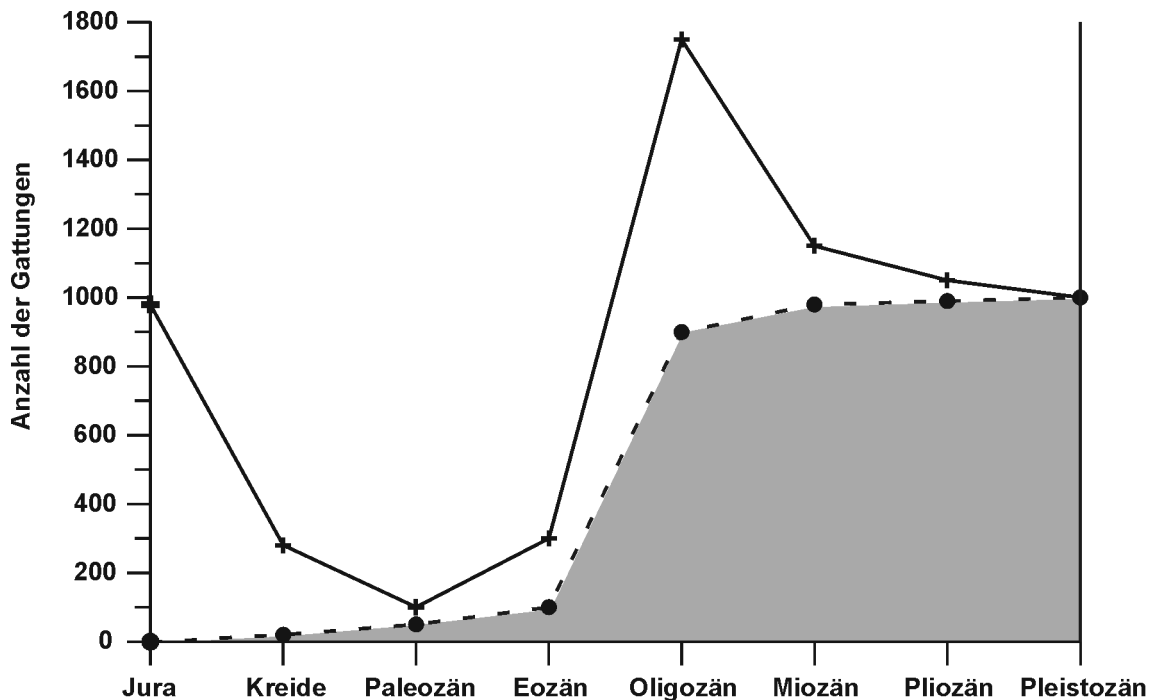


Abb. 125: Anzahl der fossil nachgewiesenen Insekten-Gattungen vom Jura bis zum Pleistozän, basierend auf den Daten von CARPENTER (1992). Die gestrichelte Line und das grau hinterlegte Feld markieren die Anzahl der noch heute vorkommenden Gattungen.

ins Oligozän!) wird ein massives Aussterben von Insekten-Gattungen am Ende des Paläogen verdeutlicht. Verantwortlich ist hierfür vermutlich eine markante Klimaänderung an der Grenze zum Oligozän (IVANY et al. 2000; PROTHERO 1992, 1994). Im gleichen Zeitraum nimmt die Anzahl moderner Insekten sprunghaft zu. So lassen sich bereits im Baltischen Bernstein mehrere rezente Arten nachweisen (Übersicht in WEITSCHAT & WICHARD 1998).

17.6.2 Biogeographische Entwicklung der Insekten im Tertiär – Beispiele aus dem Eckfelder Maar

Die biogeographische Verbreitung tertiärzeitlicher Insektentaxa weicht in vielen Fällen deutlich von der heutigen Verbreitung vergleichbarer Taxa ab. Hierfür scheinen neben klimatischen Veränderungen vor allem auch plattentektonische Prozesse verantwortlich zu sein (vgl. RASNITSYN & QUICKE 2002: 433ff.). Beispiel hierfür ist vor allem die große Übereinstimmung vieler Insektentaxa beiderseits des Atlantiks, die sich im Paleozän manifestiert zu haben scheint (vgl. RUST 1999).

Am Beispiel Angehörigen der nachfolgenden Taxa – Odonata: Zygoptera: Lestinoidea: Thaumato-neuridae: Thaumato-neurinae: Euarchistigmatini: †**Euarchistigma? superstes** WAPPLER n. sp.; Isoptera: Mastotermitidae; Diptera: Nematocera: Limoniidae: **Dicranoptycha cf. megaphallus**, Coleoptera: Carabidae: **Paussinae** und Hymenoptera: Apoidea: **Apinae** – soll gezeigt werden, dass die heutigen Verbreitungsmuster höchstwahrscheinlich nur reliktdäre Vorkommen darstellen, die sowohl plattentektonische als auch klimatologische Ursachen haben können:

†**Euarchistigma? superstes** WAPPLER n. sp. ist die bislang einzige fossile Art der Thaumato-neurinae außerhalb von Süd-Amerika. Heute sind sie lediglich mit einer Art aus Costa Rica bekannt. Solange die fossile Überlieferung noch so lückenhaft ist, lassen sich mehrere Hypothesen über die Paläobiogeographie dieser Gruppe formulieren (vgl. Abb. 6).

Angehörige der Mastotermitidae sind heute nur noch endemisch mit einer Art, *Mastotermes darwiniensis* FROGGATT, im NW Australien und einem kleinen Areal um Lae (Papua-Neuguinea) vertreten, wohin diese aber erst nach dem 2. Weltkrieg durch den Menschen verschleppt worden ist (EMERSON 1965). Im Tertiär und wahrscheinlich auch schon im Mesozoikum waren die Mastotermitidae hingegen

mit mindestens drei Gattungen (*Spargotermes*, *Blattotermes*, *Mastotermes*) weltweit verbreitet. Lediglich vom afrikanischen Kontinent sind bislang weder fossile noch rezente Arten bekannt (vgl. Abb. 14).

Bei der Betrachtung der heutigen Verbreitung der Gattung *Dicranoptycha*, fällt auf, dass sie in der Holarktis und der Äthiopis ihre größte Diversität hat. In Süd-Amerika und Australien fehlt sie völlig (YOUNG 1987).

Die fossil bislang nur aus dem Baltischen und Dominikanischen Bernstein bekannten Paussiden (Carabidae: Paussinae) zeigen, dass ihr heutiges Verbreitungsgebiet nur ein Relikt einer im Tertiär weiteren Verbreitung ist (Abb. 40). Da ihre Entwicklung eng an die der Formicidae gekoppelt ist, müssen die ersten Stammgruppenvertreter der Paussinae sich bereits kurz nach dem Auftreten der ersten eusozial lebenden Ameisen in der Ober-Kreide (u.a. GRIMALDI et al. 1997) entwickelt haben. Betrachtet man allerdings den heutigen Verbreitungsschwerpunkt der Paussiden, so zeigt sich, dass die Mehrzahl der Gattungen in der Orientalis und Äthiopis zu finden ist, Gebiete, die ein überwiegend subtropisches bis tropisches Klima besitzen. Möglicherweise ist hier auch der Ursprung der Unterfamilie zu suchen. Gestützt wird diese Annahme durch die Funde von Formiciden im Baltischen Bernstein, die größtenteils eine deutliche Affinität zu tiergeographischen Regionen der alten Welt (z.B. Äthiopis, Orientalis) aufweisen.

Die Bienen (Apinae) des Eckfelder Maares zeigen deutliche biogeographische Beziehungen zu Faunen aus Afrika (Regionen südlich der Sahara) und Südostasien. Die Bienenfaunen anderer eozäner Fundstellen, wie z.B. Messel oder Baltischer Bernstein, zeigen ähnliche Verbreitungs- und Diversitätsmuster (ENGEL 2001a; WAPPLER & ENGEL 2002; WAPPLER & ENGEL im Druck).

Einen eindeutigen Hinweis auf ein sich allmählich verschlechterndes Klima liefert die Insekten-Taphozönose des Eckfelder Maares also bislang **nicht**. Vielmehr sprechen viele Fakten für das postulierte subtropische, monsunale Wechselklima, mit einer ausgeprägten Wintertrockenheit und humiden bis semihumiden Sommermonaten, wie es heute in einigen Regionen SE-Asiens ausgeprägt ist und vermutlich auch während des Klimaoptimum im Mittel-Eozän in ganz Mitteleuropa geherrscht hat (vgl. ANDREASSON & SCHMITZ 1996; IVANY et al.

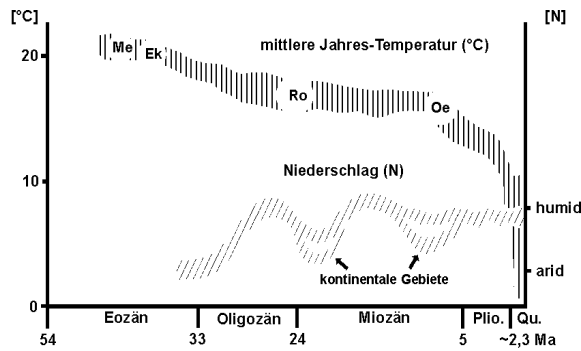


Abb. 126: Tertiärzeitliche Klima-Rhythmik im westlichen Mittel-Europa (verändert nach MAI 1995); Me= Messel; Ek= Eckfeld; Ro= Rott; Oe= Oeningen.

2000; MAI 1995). Klimaoszillationen waren vermutlich sehr gering (Abb. 126). Erst mit Beginn des Oligozän scheinen sich gewisse Klimarhythmiken in Form von warm-trockenen bis warm-humiden Perioden zu etablieren (MAI 1995; MANCHESTER 1999). Jedoch müssen Aussagen über ihre Länge bislang noch spekulativ bleiben. Dass Änderungen stattgefunden haben, macht sich bereits in der Fossilagerstätte Céreste (Unter-Oligozän) bemerkbar. LUTZ (1984b) geht aufgrund der Zusammensetzung der Insekten-Taphozönose, von einer offenen Landschaft mit ausgedehnten Grasflächen und keinem größeren Wald aus (vgl. hierzu auch Ergebnisse von PFRETZSCHNER 1998; SCHMIDT-KITTLER & STORCH 1985). Damit steht dieser Biotop-Typ im krassen Gegensatz zum Eckfelder Maar. Obwohl der Biotop für die Fossilfundstelle Enspel ähnlich den Bedingungen in Eckfeld gewesen zu sein scheint (dichte Waldvegetation bis nahe an den See, keine ausgeprägte Ufervegetation), ist die Zusam-

mensetzung der Insektenfauna deutlich verschieden, was auf veränderte klimatische Bedingungen zurückzuführen ist. WEDMANN (2000) bezeichnet sie als eine Art "Mischfauna", da sowohl Insektengruppen überliefert sind, die heute in sowohl gemäßigten als auch tropischen Klimaten vorkommen.

Im Falle der Angehörigen der Gattung *Macropunctum* scheint die bislang endemische Verbreitung auf die Lokalitäten Eckfeld und Messel auf Negativbefunden in zeitlich vergleichbaren Fundstellen zu beruhen, da rezente Gattungen der Tribus auf nahezu allen Kontinenten verbreitet sind (TRÖSTER 1994b). Ferner lässt dies den Schluss zu, dass sie an sehr spezielle Habitate gebunden waren und es durch die allmähliche Klimaveränderung bis zum Ende des Paläogen zu einer fortschreitenden Arealverschiebung der Futterpflanzen kam. Ähnlich scheint es sich bei Angehörigen der Riesenameisen (Gattung *Formicium*) und Angehörigen der ausgestorbenen Tribus †Electrapini zu verhalten. LUTZ (1986) führt für die Formiciinae neben dem eben diskutierten Aspekt der "extremen Einnischung" für Riesenameisen auch funktionsmorphologische Aspekte (sekundäres Größenwachstum) und einen möglichen Konkurrenzdruck sympatrisch vorkommender Formicidae an.

Im Falle moderner Teilgruppen der Kurzzungenbienen, wie z.B. Halictidae, Melittidae und Colletidae, die im Paleozän und Eozän zahlenmäßig stark zurücktreten (ENGEL 2000c, 2001a, c), scheint sich mit dem Beginn des Oligozän eine deutliche Änderung in der Zusammensetzung der Bienenfauna abzuzeichnen (siehe auch S. 125 ff.). Es treten Tribus, Unterfamilien und Familien in Erscheinung, die vor allem die heutigen Faunenzusammensetzung sehr deutlich dominieren (LUTZ 1996; NEL et al. 1999b; WEDMANN 2000).

18 Literatur

- AGOSTI, D., GRIMALDI, D. & CARPENTER, J. M. (1997): Oldest known ant fossil discovered.– *Nature*, **391**: 447; London.
- ALEXANDER, B. A. (1992a): An exploratory analysis of cladistic relationship within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecoid wasps (Hymenoptera).– *Journal of Hymenoptera Research*, **1**: 25-61; Washington, D.C..
- (1992b): A cladistic analysis of the subfamily Philanthinae (Hymenoptera: Sphecidae).– *Systematic Entomology*, **17**: 269-290; London.
- ALEXANDER, B. A. & MICHENER, C. D. (1995): Phylogenetic studies of the families of the short-tongued bees.– *University of Kansas Science Bulletin*, **55**: 377-424; Lawrence, Kansas.
- ALEXANDER, C. P. (1919): The biology of North American crane-flies (Tipulidae, Diptera). V. The genus *Dicranoptycha* OSTEN SACKEN.– *Pomona Journal of Entomology and Zoology*, **2**: 67-74; Ithaca, New York.
- (1926): Undescribed species of *Dicranoptycha* from eastern North America (Tipulidae, Diptera).– *Psyche*, **33**: 55-63; Cambridge, Massachusetts.
- (1931): Crane-flies of the Baltic Amber (Diptera).– *Bernstein Forschungen*, **2**: 1-135; Berlin, Leipzig (de Gruyter & Co.).
- ALEXANDER, C. P. & BYERS, G. W. (1981): Tipulidae.– In: MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 153-190; Quebec.
- ALLSOPP, P. G. (1983): *Neophaenogantha*, a new genus for the Neotropical species of *Phaenogantha* HOPE (Scarabaeidae: Aclopiniae) with the description of *N. capella* n. sp. and designation of lectotypes.– *Coleopterists Bulletin*, **37** (3): 208-211; Gainesville.
- ALONSO-ZARAZAGA, M. A. (1990): Revision of the supraspecific taxa in the Palaearctic Apionidae. 2. Subfamily Apioninae. 1823 (Coleoptera, Curculionidae). 2. Subfamily Apioninae. 1823: Introduction, keys and descriptions.– *Graellsia*, **46**: 19-156; Madrid.
- ALONSO-ZARAZAGA, M. A. & LYAL, C. H. C. (1999): A world catalogue of families and genera of Curculionidae (Insecta: Coleoptera).– *Entomopraxis*: 1-315; Barcelona.
- ANDER, K. (1942): Die Insektenfauna des Baltischen Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen.– *Lunds Universitets Årsskrift, N.F.*, **38** (4): 3-82; Lund.
- ANDERSEN, N. M. (1982): The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography, and classification.– *Entomograph*, **3**: 1-455; Klampenborg.
- (1998): Water striders from the Paleogene of Denmark with a review of the fossil record and evolution of semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha).– *Biologiske Skrifter*, **50**: 1-157; Copenhagen.
- (2000): Fossil water striders in the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Gerromorpha).– *Insect Systematics & Evolution*, **31**: 257-284; Copenhagen.
- (2001): Fossil water striders in the Oligocene/Miocene Dominican amber (Hemiptera: Gerromorpha).– *Insect Systematics & Evolution*, **31**: 411-431; Copenhagen.
- ANDERSEN, N. M. & GRIMALDI, D. (2001): A fossil water measurer from the mid-Cretaceous Burmese amber (Hemiptera: Gerromorpha: Hydrometridae).– *Insect Systematics & Evolution*, **32**: 381-392; Copenhagen.
- ANDERSEN, N. M. & POINAR, G. O., Jr. (1992): Phylogeny and classification of an extinct water strider genus (Hemiptera, Gerridae) from Dominican amber, with evidence of mate guarding in a fossil insect.– *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **30**: 256-267; Hamburg.
- ANDERSON, R. S. (1993): Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant associations in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae).– *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **165**: 197-232; Ottawa.
- ANDREASSON, F. P. & SCHMITZ, B. (1996): Winter and summer temperatures of Early Middle Eocene of France from *Turitella* $\delta^{18}\text{O}$ -profiles.– *Geology*, **24**: 1067-1070; Boulder, Colorado.
- ANSORGE, J. (1999): *Aenne liasina* gen. et sp. n. - the most primitive non biting midge (Diptera: Chironomidae: Aenneinae subfam. n.) - from the Lower Jurassic of Germany.– *Polish Journal of Entomology*, **68**: 431-443; Gdynia.
- ARILLO, A., ORTUNA, V. N. & NEL, A. (1997): Description of an enigmatic insect from Baltic amber.– *Bulletin de la Société entomologique de France*, **102** (1): 11-14; Paris.
- ARMBRUSTER, L. (1938): Versteinerte Honigbienen aus dem obermiozänen Randecker Maar.– *Ar-*

- chiv für Bienenkunde, **19**: 1-48, 73-93, 97-133; Berlin.
- ARMITAGE, P. D., CRANSTON, P. S. & PINDER, L. C. V. (Hrsg.) (1995): "The Chironomidae" - Biology and ecology of non-biting midges.- 572 S.; London (Chapman & Hall).
- ARNETT, R. H., Jr. (1961): Contribution towards a monograph of the Oedemeridae. 14. A key and notes on the New World genera.- *Coleopterists Bulletin*, **15** (2): 49-64; Gainesville.
- ATKINS, M. D. (1693): The Cupedidae of the world.- *Canadian Entomologist*, **95**: 140-162; Ottawa, Ontario.
- AX, P. (1984): Das phylogenetische System.- 349 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- BARONI URBANI, C. (1968): Über die eigenartige Morphologie der männlichen Genitalien des Genus *Diplorhoptrum* MAYR (Hymenoptera, Formicidae) und die taxonomischen Schlußfolgerungen.- *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **63**: 63-74; Berlin.
- BARONI URBANI, C., BOLTON, B. & WARD, P. S. (1992): The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae).- *Systematic Entomology*, **17**: 301-329; London.
- BARRACLOUGH, D. A. & LONDT, J. G. H. (1985): Diptera.- In: SCHOLTZ, C. H. & HOLM, E. (Hrsg.): *Insects of Southern Africa*: 283-321; Pretoria (University of Pretoria).
- BASILEWSKY, P. (1953): Carabidae (Coleoptera, Adephaga).- *Exploration du Parc National de l'Upemba (Mission G.F. de Witte 1946-1949)*, **10**: 1-252; Bruxelles.
- (1962): Carabidae I (Coleoptera Adephaga).- *Exploration du Parc National de la Garamba*, **29**: 1-153; Bruxelles.
- BASTIAN, O. (1986): *Schwebfliegen (Syrphidae)*.- Die Neue Brehm-Bücherei, 168 S.; Wittenberg (Ziemsen Verlag).
- BEAL, R. S. (1954): Biology and taxonomy of the Nearctic species of *Trogoderma* (Coleoptera: Dermestidae).- *University of California Publications in Entomology*, **10**: 35-101; Berkeley.
- (1972): A new fossil *Cryptorhopalum* (Dermestidae: Coleoptera) from Tertiary amber of Chiapas, Mexico.- *Journal of Paleontology*, **46**: 317-318; Tulsa, Oklahoma.
- BECHLY, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertretern (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata.- *Petalura* (special volume), **2**: 1-402; Böblingen.
- (1998): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata).- *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **264**: 1-66; Stuttgart.
- (1999): Phylogeny and systematics of fossil dragonflies (Insecta: Odonoptera) with special reference to some Mesozoic outcrops.- Unveröff. Diss., Eberhard-Karls-Universität Tübingen, 755 S.; Tübingen.
- BECHLY, G., BRAUCKMANN, C., ZESSIN, W. & GRÖNING, E. (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany).- *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **39**: 209-226; Berlin.
- BECHLY, G., NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & FLECK, G. (1998): Four new dragonflies from the Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemerostidae, Sonidae, and Proterogomphidae fam. nov.- *Odonatologica*, **27** (2): 149-187; Bilthoven.
- BEESE, C. F. C. (1925): Notes on the biology of Brentidae.- *Indian Forest Records (Entomological Series)*, **11** (4): 171-188; New Delhi.
- BEIER, M. (1974): *Blattariae (Schaben)*.- *Handbuch der Zoologie*, **4**: 2/13 (Lfg. 22), 1-127 S.; Berlin, New York (de Gruyter).
- BELLAMY, C. L. (1985): A catalogue of the higher taxa of the family Buprestidae (Coleoptera).- *Navorsinge van die Nasionale Museum Bloemfontein, Natural Science*, **4** (15): 405-472; Bloemfontein.
- BENGTSON, P. (1988): Open Nomenclature.- *Palaeontology*, **31** (1): 223-227; London.
- BENNETT, K. D. (1997): *Evolution and Ecology: The Pace of Life*.- 241 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- BERNER, U. & STREIF, H. J. (2001): *Klimafakten - Der Rückblick, ein Schlüssel für die Zukunft*.- 238 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- BERRY, E. W. (1931): An insect-cut leaf from the Lower Eocene.- *American Journal of Science*, **21**: 301-304; New Haven, Connecticut.
- BETHOUX, O., NEL, A., LAPEYRIE, J., GAND, G. & GALTIER, J. (2002): *Raphogla rubra* gen. n., sp. n., the oldest representative of the clade of modern Ensifera (Orthoptera: Tettigoniidea, Gryll-

- idea).– European Journal of Entomology, **99**: 111-116; České Budejovice.
- BEUTEL, R. & HAAS, F. (2000): Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta).– Cladistics, **16**: 103-141; London.
- BEUTEL, R. G. (1992): Study on the systematic position of Metriini based on characters of the larval head (Coleoptera: Carabidae).– Systematic Entomology, **17**: 207-218; Oxford.
- (1995): The Adephaga (Coleoptera): phylogeny and evolutionary history.– In: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A. (Hrsg.): Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson, **1**: 173-217; Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).
- BIRKET-SMITH, S. J. R. (1977): Fossil insects from Spitsbergen.– Acta Arctica, **19**: 1-42; København.
- BLASCHKE-BERTHOLD, U. (1994): Anatomie und Phylogenie der Bibiomorpha (Insecta, Diptera).– Bonner Zoologische Monographien, **34**: 1-204; Bonn.
- BLÖSCH, M. (2000): Die Grabwespen Deutschlands.– Die Tierwelt Deutschlands, **71**: 480 S.; Keltern (Goecke & Evers).
- BÖHME, W. & WEITSCHAT, W. (1998): Redescription of the Eocene lacertid lizard *Nucras succinea* BOULENGER, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen.– Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **81**: 203-222; Hamburg.
- BOOMKER, J. (1985): Elateroidea.– In: SCHOLTZ, C. H. & HOLM, E. (Hrsg.): Insects of Southern Africa: 228-232; Pretoria (University of Pretoria).
- BOUCOT, A. J. (1990): Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution.– 725 S.; Amsterdam (Elsevier).
- BOURGOIN, T. (1993): Female genitalia in Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera): morphological and phylogenetical data.– Annals of the Entomological Society of France, N. S., **29** (3): 225-244; Paris.
- BOURGOIN, T. & DEISS, V. (1994): Sensory plate organs of the antenna in the Meenoplidae-Kinnariidae group (Hemiptera: Fulgoromorpha).– International Journal of Insect Morphology and Embryology, **23** (2): 159-168; Oxford.
- BOURGOIN, T., STEFFEN-CAMPBELL, J. D. & CAMPBELL, B. C. (1997): Molecular phylogeny of Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera, Archaeorhyncha). The enigmatic Tettigometridae: evolutionary affiliations and historical biogeography.– Cladistics, **13** (3): 207-224; London.
- BRAUCKMANN, C. (1988): Zwei neue Insekten (Odonata, Megasecoptera) aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (West-Deutschland).– Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaftliche Mitteilungen, **22**: 91-101; Dortmund.
- BRAUCKMANN, C. & ZESSIN, W. (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera.– Deutsche Entomologische Zeitschrift, N. F., **36** (1/3): 177-215; Berlin.
- BRELIE, G. v. d., QUITZOW, H. W. & STADLER, G. (1969): Neue Untersuchungen im Alttertiär von Eckfeld bei Manderscheid (Eifel).– Fortschritt in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **17**: 27-40; Krefeld.
- BRIGGS, J. C. (1994): The genesis of Central America: biology versus geophysics.– Global ecology and biogeography letters, **4**: 169-172; Oxford.
- BRINDEL, A. (1973): The Dermaptera of Africa. Part I.– Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale. Serie in Octavo. Zoologie, **205**: 1-335; Tervuren.
- BRITTON, E. B. (1960): Beetles from the London Clay (Eocene) of Bognor Regis, Sussex.– Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, **4** (2): 27-50; London.
- BRODIE, P. B. (1845): A History of the Fossil Insects in the Secondary Rocks of England.– XVIII + 130 S.; London (van Voorst).
- BROOKS, H. K. (1955): Healed wounds and galls on fossil leaves from the Wilcox deposits (Eocene) of western Tennessee.– Psyche, **62**: 1-9; Cambridge, Massachusetts.
- BROTHERS, D. J. (1975): Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to the Mutillidae.– University of Kansas Science Bulletin, **50**: 483-648; Lawrence, Kansas.
- BROTHERS, D. J. & CARPENTER, J. M. (1993): Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera).– Journal of Hymenoptera Research, **2**: 227-304; Washington, D.C..
- BROTHERS, D. J. & FINNAMORE, A. T. (1993): Superfamily Vespoidea.– In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.): Hymenoptera of the world: An identification guide to families: 161-278; Ottawa (Research Branch, Agriculture Canada Publication).

- BROWN, W. L., Jr. & NUTTING, W. L. (1950): Wing venation and the phylogeny of the Formicidae.— Transactions of the American Entomological Society, **75**: 113-132; Philadelphia.
- BRUES, C. T. (1940): Fossil parasitic Hymenoptera of the family Scelionidae from Baltic amber.— Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences, **74**: 69-90; Cambridge, Massachusetts.
- BURKE, H. E. (1971): *Oryssus* is parasitic.— Proceedings of the Entomological Society of Washington, **19**: 87-89; Washington, D.C..
- BURMEISTER, H. (1831): Handbuch der Entomologie: Erster Band: Allgemeine Entomologie.— 1100 S.; Berlin (G. Reimer) [enthält auch eine Faunen-Liste über Insekten im Baltischen Bernstein].
- BYERS, G. W. (1992): Crane flies - three families or one?— Acta zoologica Cracoviensia, **35** (1): 37-41; Kraków.
- CALABY, J. H. & MURRAY, M. D. (1991): Phthiraptera.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): Insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 421-428; Melbourne (Melbourne University Press).
- CAMARGO, J. M. F. & ROUBIK, D. W. (1991): Systematics and bionomics of the apoid obligate necrophages: The *Trigonia hypogea* group (Hymenoptera: Apidae; Meliponinae).— Biological Journal of the Linnean Society, **44**: 13-39; London.
- CAMBEFORT, Y. (1991): From saprophagy to coprophagy.— In: HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (Hrsg.): Dung Beetle Ecology: 22-35; Princeton (Princeton University Press).
- CAMERON, S. A. (1993): Multiple origins of advanced eusociality in bees inferred from mitochondrial DNA sequences.— Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, **90**: 8687-8691; Washington, D.C.
- CAMPBELL, B. C., STEFFEN-CAMPBELL, J. D., SORENSON, J. T. & GILL, R. J. (1995): Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences.— Systematic Entomology, **20**: 175-194; Oxford.
- CARLE, F. L. (1995): Evolution, taxonomy, and biogeography of ancient Gondwanian Libelluloids, with comments on anisopterid evolution and phylogenetic systematics (Anisoptera: Libelluloidea).— Odonatologica, **24** (4): 383-424; Bilt-hoven.
- CARLE, F. L. & WIGHTON, D. C. (1990): Odonata.— In: GRIMALDI, D. A. (Hrsg.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil.— Bulletin of the American Museum of Natural History, **195**: 51-68; New York.
- CARPENTER, F. M. (1930): The fossil ants of North America.— Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, **70** (1): 3-66; Cambridge/Massachusetts.
- (1992): Superclass Hexapoda.— In: MOORE, R. C. & Kaesler, R. L. (Hrsg.): Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda **4**, (3-4): I-XXII + 655 S.; Boulder, Colorado (Geological Society of America and University of Kansas Press).
- CARPENTER, J. M. (1986): Cladistics of the Chrysidoidea (Hymenoptera).— Journal of the New York Entomological Society, **94**: 303-330; New York.
- CARPENTER, J. M. & RASNITSYN, A. P. (1990): Mesozoic Vespidae.— Psyche, **97**: 1-20; Cambridge, Massachusetts.
- CARROLL, E. L. (1962): Mesozoic fossil insects from Koonwarra, South Gippsland, Victoria.— Australian Journal of Science, **25**: 264-265; Sydney.
- CARVER, M., GROSS, G. F. & WOODWARD, T. E. (1991): Hemiptera.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): Insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 429-509; Melbourne (Melbourne University Press).
- CHALUMEAU, F. & BROCHIER, B. (2001): Une forme fossile nouvelle de Chiasognathinae: *Protognythinus spielbergi* (Coleoptera, Lucanidae).— Lambillionea, **4**: 593-595; Bruxelles.
- CHALWATZIS, N., HAUF, J., YVD, P., KINZELBACH, R. & ZIMMERMANN, F. K. (1996): 18S ribosomal RNA genes of insects: primary structure of the genes and molecular phylogeny of the Holometabola.— Annals of the Entomological Society of America, **89**: 788-803; Lanham.
- CHVÁLA, M. (1976): Swarming, mating and feeding habits in Empididae (Diptera), and their significance in evolution of the family.— Acta Entomologica Bohemoslovaca, **73**: 353-366; Praha.
- CLARIDGE, M. F., MORGAN, J. C. & MOULDS, M. S. (1999): Substrate-transmitted acoustic signals of the primitive cicada, *Tettigarcta crinita* DISTANT (Hemiptera Cicadoidea, Tettigarctidae).— Journal of Natural History, **33** (12): 1813-1834; London.

- CLAUSEN, R. (1938): Untersuchungen über den männlichen Copulationsapparat der Ameisen, speziell der Formicinae.— Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, **XVII** (6): 1-115; Zürich.
- COCKERELL, T. D. A. (1906): Fossil Hymenoptera from Florissant, Colorado.— Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, **50**: 33-58; Cambridge/Massachusetts.
- (1908): A fossil leaf-cutting bee.— Canadian Entomologist, **40**: 31-32; Ottawa, Ontario.
- (1909): Some European fossil bees.— The Entomologist, **42**: 313-317; London.
- (1917): Arthropods in Burmese Amber.— Psyche, **24**: 40-45; Boston.
- (1920): Eocene insects from the Rocky Mountains.— Proceedings of the United States National Museum, **57**: 233-260; Washington, D.C..
- (1921): Fossil arthropods in the British Museum. VI. Oligocene insects from Gurnet Bay, Isle of Wight.— Annals and Magazine of Natural History, **9** (7): 453-480; London.
- COCKERELL, T. D. A. & SANDHOUSE, G. (1922): Some Eocene insects of the family Fulgoridae.— Proceedings of the United States National Museum, **59**: 455-457; Washington.
- COLLESS, D. H. & MCALPINE, D. K. (1991): Diptera.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): The insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **2**: 717-786; Melbourne (Melbourne University Press).
- COLLINSON, M. E. (1983): Fossil plants of the London Clay.— Field Guides to Fossils, **1**: 121 S.; Oxford (Blackwell Publishing).
- CORPORAAL, J. B. (1950): Cleridae.— Coleopterum Catalogus, Supplementa, **23**: 373 S.; Gravenhage (Junk).
- CRANE, P. R., FRIIS, E. M. & PEDERSEN, K. R. (1995): The origin and early diversification of angiosperms.— Nature, **374**: 27-33; London.
- CREIGHTON, W. S. (1950): The ants of North America.— Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, **104**: 1-585; Cambridge, Massachusetts.
- CREPT, W. L. (1996): Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen.— Review of Palaeobotany and Palynology, **90**: 339-359; Amsterdam.
- CROWLEY, T. J. & NORTH, G. R. (1991): Paleoclimatology.— 339 S.; New York (Oxford University Press).
- CROWSON, R. A. (1962): Observations on the beetle family Cupedidae, with descriptions of two new fossil forms and a key to the recent genera.— Annals and Magazine of Natural History, **5** (13): 147-157; London.
- (1967): The natural classification of the families of Coleoptera.— 187 S.; Middlesex (Classey).
- (1981): The biology of the Coleoptera.— 802 S.; London (Academic Press).
- DARLING, D. C. & SHARKEY, M. J. (1990): Hymenoptera.— In: GRIMALDI, D. A. (Hrsg.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil.— Bulletin of the American Museum of Natural History, **195**: 123-153; New York.
- DARLINGTON, P. J., Jr. (1950): Paussid beetles.— Transactions of the American Entomological Society, **76** (1-3): 47-142; Philadelphia.
- DE ANDRADE, M. L. (1995): The ant genus *Aphaenogaster* in Dominican and Mexican Amber (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. IX: Pheidolini).— Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **223**: 1-11; Stuttgart.
- DE ANDRADE, M. L. & BARONI URBANI, C. (1999): Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present.— Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **271**: 1-889; Stuttgart.
- DEGENS, E. T. & STOFFERS, P. (1976): Stratified waters as a key to the past.— Nature, **263**: 22-26; London.
- DEITZ, L. L. & DIETRICH, C. H. (1993): Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). I. Introduction and revised classification with new family-group taxa.— Systematic Entomology, **18**: 287-296; London.
- DIETRICH, C. H. & DEITZ, L. L. (1993): Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). II. Cladistic analysis and conclusions.— Systematic Entomology, **18**: 297-312; London.
- DIETRICH, C. H. & VEGA, F. E. (1995): Leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae) from Dominican amber.— Annals of the Entomological Society of America, **88**: 263-270; Lanham.
- DIETRICH, C. H., WHITCOMB, R. F. & BLACK, W. C. (1997): Phylogeny of the grassland leafhopper genus *Flexamia* (Homoptera: Cicadellidae) based on mitochondrial DNA sequences.— Molecular Phylogenetics and Evolution, **8**: 139-149; San Diego.

- DLUSSKY, G. M. (1975): Hymenoptera Apocrita of the Mesozoic.— Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **147**: 114-122; Moskau [in russ.].
- (1988): Ants from (Paleocene?) Sakhalin amber.— Paleontological Journal, **1988** (1): 50-61; Washington, D.C..
- (1997): Genera of ants (Hymenoptera: Formicidae) from Baltic Amber.— Paleontological Journal, **31** (6): 616-627; Washington, D.C..
- (1999): New ants (Hymenoptera, Formicidae) from Canadian amber.— Paleontological Journal, **33** (4): 409-412; Washington, D.C..
- DLUSSKY, G. M. & RASNITSYN, A. P. (1999): Two new species of aculeate hymenopterans (Vespidae = Hymenoptera) from the Middle Eocene of the United States.— Paleontological Journal, **33** (5): 546-549; Washington, D.C..
- DODD, J. R. & STANTON, R. J. (1990): Paleoecology - concepts and applications.— 502 S.; New York (Wiley & Sons).
- DOLLING, W. R. (1981): A rationalized classification of the burrower bugs (Cydnidae).— Systematic Entomology, **6**: 61-76; London.
- DONISTHORP, H. (1915): Genetial armature of male ants.— Transactions of the Royal Entomological Society of London, **64**: 50-53; London.
- DONNELLY, T. W. (1985): Mesozoic and Cenozoic plate evolution of the Caribbean region.— In: STEHLI, F. G. & WEBB, D. (Hrsg.): The Great American Biotic Interchange: 89-121; New York (Plenum Press).
- (1988): Geologic constraints on Caribbean biogeography.— In: LIEBHERR, J. K. (Hrsg.): Zoogeography of Caribbean Insects: 15-37; Ithaca, London (Cornell University Press).
- DUFFY, E. A. J. (1953): A monograph of the immature stage of British imported timber beetles (Cerambycidae).— Bulletin of the British Museum (Natural History) London: 1-350; London.
- DUMPERT, K. (1994): Das Sozialleben der Ameisen.— Pareys Studentexte, **18**: 257 S.; Berlin, Hamburg (Parey Verlag).
- DUNSTAN, B. (1923): Mesozoic insects from Queensland. Part I. Introduction and Coleoptera.— Publications of the Geological Survey of Queensland, **273**: 1-88; Brisbane.
- DWORAKOWSKA, I. (1988): Main veins of the wings of Auchenorrhyncha (Insecta, Rhynchota: Hemelytrata).— Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, **52** (3): 63-108; Dresden.
- EISNER, T. et al. (1977): Chemistry of defensive secretions of bombardier beetles (Brachinini, Meloidini, Ozeanini, Paussini).— Journal of Insect Physiology, **23**: 1383-1386; Oxford.
- EL BAY, R., JACOBY, W. & WALLNER, H. (2002): Milankovitch Signals in Messel "Oilshales".— Kaupia, **11**: 69-72; Darmstadt.
- ELLIOT, D. K. & NATIONS, J. D. (1998): Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota Formation, northeastern Arizona.— Ichnos, **5**: 243-253; Harwood.
- EMERSON, A. E. (1955): Geographical origins and dispersions of termite genera.— Fieldiana, Zoology, **37**: 465-574; Chicago.
- (1965): A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossil genus from Brazil.— American Museum Novitates, **2236**: 1-46; New York.
- ENGEL, M. S. (1999): *Megachile glaesaria*, the first megachilid bee fossil from amber (Hymenoptera: Megachilidae).— American Museum Novitates, **3276**: 1-13; New York.
- (2000a): A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae).— American Museum Novitates, **3296**: 1-11; New York.
- (2000b): Fossils and phylogeny: A paleontological perspective on social bee evolution.— In: BITONDI, M. M. G. & HARTFELDER, K. (Hrsg.): Anais do IV Encontro sobre Abelhas: 217-224; Ribeirão Preto (Universidade de São Paulo).
- (2000c): Classification of the bee tribe Augochlorini (Hymenoptera: Halictidae).— Bulletin of the American Museum of Natural History, **250**: 1-89; New York.
- (2001a): A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera).— Bulletin of the American Museum of Natural History, **259**: 1-192; New York.
- (2001b): Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity.— Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A., **98** (4): 1661-1664; Washington, D.C..
- (2001c): The first large carpenter bee from the Tertiary of North America, with a consideration of the geological history of Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae).— Transactions of the American Entomological Society, **127** (2): 245-254; Philadelphia.
- ERWIN, T. L. (1991): The ground-beetles of Central

- America (Carabidae), Part II: Notiophilini, Loricerini, and Carabini.— Smithsonian Contributions to Zoology, **501**: 1-30; Washington, D.C..
- ERWIN, T. L., BALL, G. E., WHITEHAES, D. R. & HALPERN, A. L. (1979): Carabid Beetles: Their evolution, natural history and classification.— 635 S.; The Hague (Dr. W. Junk).
- ESCHERICH, K. (1907): Neue Beobachtungen über *Paussus* in Erythraea.— Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie, **1907**: 1-8; Husum.
- EVANS, F. (1981): The Tartessinae of Australia, New Guinea and some adjacent islands (Homoptera: Cicadellidae).— Pacific Insects, **23**: 112-188; Honolulu.
- EVANS, J. W. (1956): Palaeozoic and Mesozoic Hemiptera (Insecta).— Australian Journal of Zoology, **4**: 165-258; Melbourne.
- EVENHUIS, N. L. (1994): Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera).— 600 S.; Leiden (Backhuys Publishers).
- FELDER, M. (2002): Paläolimnologische Untersuchungen zu Siderit- und Aragonitbildung in schwarzpelitdominierten, paläogenen Seen Mitteleuropas.— Unveröff. Diss., Friedrich-Schiller-Universität Jena, 188 S.; Jena.
- FENNAH, R. G. (1968): A new genus and species of Ricanidae from Palaeocene deposits in North Dakota.— Journal of Natural History, **2**: 143-146; London.
- FINNAMORE, A. T. & BROTHERS, D. J. (1993): Superfamily Chrysidoidea.— In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.): Hymenoptera of the world: An identification guide to families: 130-160; Ottawa (Research Branch, Agriculture Canada Publication).
- FISCHER, C. (1999): Grobklastika im mitteleozänen Eckfelder Maar (Südwesteifel): Sedimentologische und petrographische Analyse.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **37**: 21-54; Mainz.
- FLOOK, P. K., KLEE, S. & ROWELL, C. H. F. (1997): A combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera and its implications for their higher systematics.— Systematic Biology, **48**: 233-253; London.
- FORBES, J. (1958): The male reproductive system of army ants, *Eciton hamatum* FABRICIUS.— In: BECKER, E. C. (Hrsg.): Proceedings of the 10th International Congress of Entomology, **1**: 593-596; Ottawa.
- (1967): The male genitalia and terminal gastral segments of two species of the primitive ant genus *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae).— Journal of the New York Entomological Society, **75**: 35-42; Lawrence, Kansas.
- FOUTS, R. M. (1947): Parasitic wasps of the genus *Trimorus* in North America.— Proceedings of the United States National Museum, **98**: 91-148; Washington, D.C..
- FRANKENHÄUSER, H. & WILDE, V. (1993): Fauna aus der mitteleozänen Maarfüllung von Eckfeld bei Manderscheid in der Eifel.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 149-167; Mainz.
- FRANKIE, G. W. et al. (1990): Plant phenology pollination ecology, pollinator behavior and conservation of pollinators in neotropical dry forest.— In: BAWA, K. S. & HADLEY, M. (Hrsg.): Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants, **7**: 37-47; Paris (UNESCO).
- FRANZ, H. (1976): Scymaenidae in Baltischem und Dominikanischem Bernstein (Coleoptera: Scymaenidae).— Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, **115**: 80-85; Wien.
- FRANZEN, J. L. (1993): Das biostratigraphische Alter der Fossilagerstätte Eckfelder Maar bei Manderscheid (Eifel).— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 201-214; Mainz.
- FRANZEN, J. L., WEBER, J. & WUTTKE, M. (1982): Senckenberg-Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt. 3. Ergebnisse 1979-1981.— Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **54**: 1-118; Frankfurt am Main.
- FRASER, F. C. (1957): A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing.— Handbook Royal Zoological Society of New South Wales, **12**: 1-133; Sydney.
- FRASER, N. C., GRIMALDI, D. A., OLSEN, P. E. & AXSMITH, B. (1996): A Triassic Lagerstätte from eastern North America.— Nature, **380** (6575): 615-619; London.
- FREIWALD, A. (1990): Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, ob. Palaeozän/unt. Eozän?) 4. Tipulidae.— Meyniana, **42**: 47-63; Kiel.
- FREUDE, H., HARDE, K. H. & LOHSE, G. A. (1979): Die Käfer Mitteleuropas.— **Bd. 6**: 367 S.; Krefeld (Goecke & Evers).
- FRIEDRICH, M. & TAUTZ, D. (1997): Evolution and phylogeny of the Diptera: a molecular phylogenetic analysis using 28S rDNA sequences.— Systematic Biology, **46**: 674-698; London.
- FROESCHNER, R. C. (1960): Cydnidae of the We-

- stern Hemisphere.— Proceedings of the U.S. National Museum, **111**: 337-680; Washington.
- FÜCHTBAUER, H. (Hrsg.) (1988): Sediment und Sedimentgesteine.— 4. Aufl.: 1141 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- FÜRSCH, H. (1996): Taxonomy of Coccinellids.— *Cocinella*, **6**: 28-30; Passau.
- GAULD, I. & BOLTON, B. (Hrsg.) (1988): The Hymenoptera.— 332 S.; Oxford (Oxford University Press).
- GENISE, J. F. & BOWN, T. M. (1996): *Uruguay Roselli* 1938 and *Rosellichnus*, n. ichnogenus: two ichnogenera for cluster of fossil bee cells.— *Ichnos*, **4**: 199-217; Harwood.
- GEORGE, T. N. (1956): Biospecies, Chronospecies and Morphospecies.— In: SYLVESTER-BRADLEY, P. C. (Hrsg.): The species concept in palaeontology, **2**: 123-137; London (The Systematic Association Publication).
- GERSTMEIER, R. (1998): Checkered beetles: illustrated key to the Cleridae and Thanerocleridae of the western Palaearctic.— 241 S.; Weikersheim (Margraf Verlag).
- GILES, E. T. (1963): The comparative external morphology and affinities of the Dermaptera.— *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **115** (4): 95-164; London.
- GOOD, H. G. (1925): Wing Venation of the Buprestidae.— *Annals of the Entomological Society of America*, **18**: 251-272; Lanham.
- GORDH, G. & BOLTON, B. (1990): A catalog of the world Bethylidae (Hymenoptera: Aculeata).— *Memoirs of the American Entomological Institute*, **46**: 1-364; Philadelphia.
- GOROCHOV, A. V. (1995): System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera), Parts I, II.— *Trudy Zoological Institute, St. Petersburg*, **260**: 1-224 (Part I), 1-213 (Part II); Moskau [in russ.].
- GÖSSWALD, K. (1985): Organisation und Leben der Ameisen.— 355 S.; Stuttgart (Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft).
- GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.) (1993): Hymenoptera of the world: An identification guide to families.— 668 S.; Ottawa (Research Branch, Agriculture Canada Publication).
- GRASSÉ, P.-P. (1986): Termitologia. Comportement - Socialité - Écologie - Évolution - Systématique.— 715 S.; Paris (Masson).
- GRATSHEV, V. G. & ZHERIKHIN, V. V. (1995a): A new anthribid genus from Baltic amber (Insecta: Coleoptera, Anthribidae).— *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **78**: 149-157; Hamburg.
- (1995b): Revision of the Late Jurassic nemonychid weevil genera *Distenorrhinus* and *Procurculio* (Insecta, Coleoptera: Nemonychidae).— *Paleontological Journal*, **2**: 83-94; Moskau.
- GRESSET, J. L. (1963): A fossil chrysomelid beetle from the amber of Chiapas, Mexico.— *Journal of Paleontology*, **37**: 108-109; Tulsa, Oklahoma.
- GRIMALDI, D., AGNOSTI, D. & CARPENTER, J. M. (1997): New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships.— *American Museum Novitates*, **3208**: 1-43; New York.
- GRIMALDI, D. & AGOSTI, D. (2000): A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants.— *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97** (25): 13678-13683; Washington, D.C..
- GRIMALDI, D., SHEDRINSKY, A. & WAPPLER, T. (2000): A remarkable deposit of fossiliferous amber from the Upper Cretaceous (Turonian) of New Jersey.— In: GRIMALDI, D. (Hrsg.): *Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey*: 1-76; Leiden (Backhuys).
- GRIMALDI, D. A. (1990): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil.— *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **195**: 1-191; New York.
- GROH, K. & JUNGBLUTH, J. H. (1994): Vorläufige Mitteilung zur Najadenfauna (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) des Eckfelder Maars (Mittel-Eozän).— *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft*, **16**: 151-165; Mainz.
- GRÖNING, E. & BRAUCKMANN, C. (1996): Schildkrötenreste (Testudines) aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maars (SW-Eifel, Deutschland).— *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, **34**: 45-53; Mainz.
- GRUBER, G. & SCHÄFER, P. (2000): Mitteleozäne Süßwasser-Ostracoden aus dem Eckfelder Maar (Vulkaneifel).— *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, **38**: 11-25; Mainz.
- HAAS, F. (1995): The phylogeny of the Forficulina, a suborder of the Dermaptera.— *Systematic Entomology*, **20**: 85-98; London.
- HAAS, F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (2001): Dermaptera hindwing structure and folding: New evidence for familial, ordinal and superordinal relationships within Neoptera (Insecta).— *European*

- Journal of Entomology, **98**: 445-509; Ceské Budejovice.
- HANDLIRSCH, A. (1906-1908): Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: ein Handbuch für Paleontologen und Zoologen.— 1430 S.; Leipzig (Engelmann).
- (1937): Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten.— Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, **48**: 1-140; Wien.
- HANSEN, M. (1997): Phylogeny and classification of the staphyliniform beetle families (Coleoptera).— Biologiske Skrifter, **48**: 1-339; Copenhagen.
- HARDY, D. E. (1945): Revision of the Nearctic Bibionidae including Neotropical *Plecia* and *Penthetria* (Diptera).— The University of Kansas Science Bulletin, **30**: 367-546; Lawrence, Kansas.
- (1981): Bibionidae.— In: MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 217-222; Quebec.
- HARMS, F.-J. (2002): Maare und andere eozänzeitliche Sedimentfallen auf dem Sprendlinger Horst (Südhessen).— In: NIEBUHR, B. (Hrsg.): GEO 2002 - Planet Erde: Vergangenheit, Entwicklung, Zukunft.— Schriftenreihe der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **21**: 149-150; Hannover.
- HARRIS, A. C. (1983): An Eocene larval insect fossil (Diptera, Bibionidae) from North Otago, New Zealand.— Journal of the Royal Society of New Zealand, **13**: 93-102; Wellington.
- HASAN, S. A. & KITCHING, I. J. (1993): A cladistic analysis of the tribes of the Pentatomidae (Heteroptera).— Japanese Journal of Entomology, **61**: 651-669; Tokyo.
- HASIOTIS, S. T. & DEMKO, T. M. (1996): Terrestrial and freshwater trace fossils, Upper Juarssic Marison Formation, Colorado Plateau.— Museum of the Northern Arizona Bulletin, **60**: 355-370; Grand Junction.
- HAUPT, H. (1950): Die Käfer (Coleoptera) aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales.— Geologica, **6**: 1-168; Berlin.
- (1956): Beiträge zur Kenntnis der eozänen Arthropodenfauna des Geiseltales.— Acta Nova Leopoldina, N.F., **18** (128): 1-90; Leipzig.
- HEER, O. (1847): Die Insektenfauna der Tertiärgelände von Oeningen und Radoboj in Croatien. Erste Abtheilung: Käfer.— 229 S.; Leipzig (Engelmann).
- HEISS, E. (1998): Revision der Familie Aradidae des Baltischen Bernsteins. I. Bisher beschriebene Taxa der Gattung *Aradus* und zwei neue Arten (Insecta, Heteroptera).— Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **81**: 251-268; Hamburg.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.— 370 S.; Berlin (Deutscher Zentralverlag).
- (1954): Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien.— Beiträge zur Entomologie, **4**: 245-388; Berlin.
- (1966): Bombyliidae im Kopal und im baltischen Bernstein (Diptera: Brachycera).— Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **166**: 1-20; Stuttgart.
- (1973): Diptera (Zweiflügler).— Handbuch der Zoologie, **4**: 2/31 (Lfg. 20), 337 S.; Berlin, New York (de Gruyter).
- (1981): Insect phylogeny (edited and translated by A.C. Pont).— XXII + 514 S.; New York (Wiley & Sons).
- HICKIN, N. E. (1949): Caddis. A short account of the biology of British caddis flies with special reference to the immature stages.— Field Study Books, **5**: 1-50; London.
- HILTERMANN, H. (1968): Gehäuse von Insekten-Larven, insbesondere von Chironomiden, in quartären Sedimenten.— Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Universität Hannover, **8**: 34-53; Hannover.
- HINCKS, W. D. (1957): Dermaptera.— In: HANSTRÖM, B., BRINCK, P. & RUDEBECK, G. (Hrsg.): South African animal life, **4**: 33-94; Stockholm (Almqvist Wiksell).
- HODECK, I. (1973): Biology of the Coccinellidae.— 260 S.; The Hague (Junk).
- HOFMANN, W. (1988): The significance of chironomid analysis (Insecta: Diptera) for paleolimnological research.— Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **62**: 501-509; Amsterdam.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990): The Ants.— XII + 732 S.; Berlin, Heidelberg (Springer-Verlag).
- HOLM, E. (1979): Revision of the genera of the tribe Julodini (Coleoptera: Buprestidae).— Journal of the Entomological Society of Southern Africa, **39** (1): 97-110; Pretoria.
- HOLM, E. & BELLAMY, C. L. (1985): Bupresto-

- idea.— In: SCHOLTZ, C. H. & HOLM, E. (Hrsg.): Insects of Southern Africa: 224-228; Pretoria (University of Pretoria).
- HONG, Y. (1988): Early Cretaceous Orthoptera, Neuroptera, Hymenoptera (Insecta) of Kezuo in West Liaoning Province.— *Entomotaxonomia*, **10** (1/2): 119-130; Wugong [in chin.].
- HONG, Y.-C. (1982): Mesozoic fossil insects of Jiuguan Basin in Gansu Province.— Geological Publishing House: 1-187; Peking [in chin.].
- (1984): New fossil insects of Laiyang Group from Laiyang, Basin, Shandong Province.— *Professional Papers of Stratigraphy and Paleontology*, **11**: 31-34; Peking [in chin.].
- HONG, Y.-C. & MIAO, S.-J. (1992): Fossil bee and its origin with discussion on the origin of the angiosperm.— *Memoirs of the Beijing Natural History Museum*, **51**: 1-19; Beijing [in chin.].
- HÖRNSCHEMEYER, T. (1994): Ein fossiler Tenebrionidae *Ceropria? messelense* n. sp. (Coleoptera: Tenebrionidae: Diaperinae) aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt.— *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **170**: 75-83; Frankfurt am Main.
- HÖRNSCHEMEYER, T., TRÖSTER, G. & WEDMANN, S. (1995): Die eozänen Käferfaunen des Geiseltals und der Grube Messel - ein Vergleich unter systematischen und paläoökologischen Gesichtspunkten.— *Hallesches Jahrbuch der Geowissenschaften*, **B 17**: 107-119; Halle (Saale).
- HÖRNSCHEMEYER, T. & WEDMANN, S. (1994): Fossile Prachtkäfer (Coleoptera: Buprestidae: Buprestinae) aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt, Teil 1.— *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **170**: 85-136; Frankfurt am Main.
- HOUSTON, W. W. K. & WIER, T. A. (1992): Melolonthinae.— In: HOUSTON, W. W. K. (Hrsg.): *Zoological catalogue of Australia – Coleoptera: Scarabaeoidea*, **9**: 174-358; Canberra (Australian Government Publishing Service).
- HSIA, K.-L. (1949): Studies on Chinese Asilidae: I. Leptogastrinae.— *Sinensia*, **19** (1948): 23-56; Nanking.
- HULL, F. M. (1949): The morphology and inter-relationship of the genera of syrphid flies, recent and fossil.— *Transactions of the Zoological Society of London*, **26**: 257-408; London.
- (1962): Robber flies of the world. The genera of the family Asilidae.— *United States National Museum Bulletin*, **224**: 1-907; Washington, D.C..
- (1973): Bee flies of the world. The genera of the family Bombyliidae.— *Bulletin of the United States National Museum*, **286**: 1-687; Washington, D.C..
- HYNES, H. B. N. (1976): Biology of Plecoptera.— *Annual Review of Entomology*, **21**: 135-153; Palo Alto, Californien.
- IMHOFF, L. (1856): Versuch einer Einführung in das Studium der Koleoptern.— 272 S.; Basel (Schweighauser'sche Buchdruckerei).
- ITURRALDE-VINENT, M. A. & MACPHEE, R. D. E. (1999): Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography.— *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **238**: 1-95; New York.
- IVANY, L. C., PATTERSON, W. P. & LOHMANN, K. C. (2000): Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene / Oligocene boundary.— *Nature*, **407**: 887-890; London.
- IVIE, M. A. & SLIPINSKI, S. A. (1990): Catalog of genera of world Colydiidae (Coleoptera).— *Annales Zoologici*, **43**: 1-32; Warszawa.
- JAMESON, M. L. (1997): Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the *Rutela* generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini).— *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **14**: 1-183; Lincoln, Nebraska.
- JARZEMBOWSKI, E. A. (1980): Fossil insects from the Bembridge Marls, Palaeogene of the Isle of Wight, southern England.— *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **33** (4): 237-293; London.
- (1986): A fossil enicocephalid bug (Insecta: Hemiptera) from the London Clay (early Eocene) of the Isle of Sheppy, southern England.— *Tertiary Research*, **8** (1): 1-5; Leiden.
- (1992): Fossil insects from the London Clay (Early Eocene) of southern England.— *Tertiary Research*, **13** (2-4): 87-94; Leiden.
- JARZEMBOWSKI, E. A. & ROSS, A. J. (1996): Insect origination and extinction in the Phanerozoic.— In: HART, M. B. (Hrsg.): *Biotic recovery from mass extinction events*.— *Geological Society Special Publication*, **102**: 65-78; London.
- JOLIVET, P. (1959): Recherches sur l'aile des Chrysomeloidea.— *Memoires de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*, **2** (58): 1-152; Bruxelles.
- JOLIVET, P. & HAWKESWOOD, T. J. (1995): Host-plants of Chrysomelidae of the world: an essay about the relationships between the leaf-beetles and their food-plants.— 281 S.; Leiden (Backhuys

- Publishers).
- JUNGHEIM, H.-J. (1996): Die Eifel.– 229 S.; Zwickau (Goldschneck-Verlag).
- KALSHOVEN, L. G. (1957): An analysis of ethological, ecological and taxonomic data on Oriental Hispinae.– *Tijdschrift voor Entomologie*, **100**: 5-24; Deel.
- KALUGINA, N. S. (1993): Chaoborid and chironomid midges from Upper Mesozoic of East Transbaikalia.– *Trudy paleontologicheskogo instituta akademii nauk SSSR*, **252**: 117-139; Moskva [in russ.].
- KAMP, J. W. (1973): Numerical classification of the Orthopteroids, with special reference to the Grylloblattodea.– *Canadian Entomologist*, **105**: 1235-1249; Ottawa.
- KASAP, H. & CROWSON, R. A. (1976): On the systematic relations of *Oomorphus concolor* (STURM) (Col., Chrysomelidae), with descriptions of its larva and of an aberrant cryptocephaline larva from Australia.– *Journal of Natural History*, **10**: 99-112; London.
- KASZAB, Z. & SCHWALLER, W. (1984): Eine neue Schwarzkäfer-Gattung und -Art aus Dominikanischem Bernstein (Coleoptera, Tenebrionidae).– *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **109**: 1-6; Stuttgart.
- KIEFFER, J. J. (1914): Bethyridae.– *Das Tierreich*, **41**: 11-595; Berlin (de Gruyter).
- KIM, K. C. & LUDWIG, H. W. (1982): Parallel evolution, cladistics, and classification of parasitic Psocodea.– *Annals of the Entomological Society of America*, **75**: 537-548; Lanham.
- KISSINGER, D. G. (1968): Curculionidae Subfamily Apioninae of North and Central America, with Reviews of the World Genera of Apioninae and World Subgenera of Apion Herbst (Coleoptera).– *Taxonomic Publications*, VII + 599 S.; South Lancaster, Massachusetts.
- KLAUSNITZER, B. & SANDER, F. (1981): Die Bockkäfer Mitteleuropas.– *Die Neue Brehm-Bücherei*, **499**: 224 S.; Wittenberg (Ziemsen Verlag).
- KLEINE, R. (1941): Ein neuer Kopalbrenthidae.– *Entomologische Blätter*, **31** (1): 41; Keltern.
- KLEINOW, W. (1966): Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermaptera.– *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **56**: 363-416; Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- (1971): Morphometrische Untersuchungen an den Flugapparaten flugfähiger Dermapteren.– *Zoologischer Anzeiger*, **197** (3/4): 175-184; Leipzig.
- KOHRING, R. (1989): *Megarhynchaenus schalowae* n. g. n. sp., ein neuer Curculionidae (Insecta: Coleoptera) aus dem Pannonium von Rumänien.– *Dokumenta naturae*, **56**: 29-32; München.
- KÖNIGSMANN, E. (1976): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde.– *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N. F., **23** (IV-V): 253-279; Berlin.
- (1977): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2: "Symphyta".– *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N. F., **24** (I-III): 1-40; Berlin.
- (1978a): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 3: "Terebrantes" (Unterordnung Apocrita).– *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N. F., **25** (I-III): 1-55; Berlin.
- (1978b): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata (Unterordnung Apocrita).– *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, N. F., **25** (IV-V): 365-435; Berlin.
- KOVALEV, V. G. (1979): The main aspects in the evolution of Diptera Brachycera in the Mesozoic Era.– In: SKARLATO, O. A., SKUFJIN, K. V., NARCHUK, E. P., NEGROBOV, O. P. & KANDYBINA, M. N. (Hrsg.): *Ecological and morphological principles of Diptera systematics (Insecta)*, *Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*: 35-37; Leningrad [in russ.].
- KRAFCHICK, B. (1959): A comparative study of the male genitalia of North American ants (Formicidae) with emphasis on generic differences.– *Dissertation*, Univ. Maryland, 85 S.; Maryland (Univ. Microfilms, Inc., Ann Arbor, Michigan).
- KRIKKEN, J. (1984): A new key to the suprageneric taxa in the beetle family Cetoniidae, with annotated lists of the known genera.– *Zoologische Verhandelingen*, **210**: 1-75; Leiden.
- KRINSKY, W. L. (1976): Animal disease agents transmitted by horse flies and deer flies (Diptera: Tabanidae).– *Journal of Medical Entomology*, **13**: 225-275; College Park.
- KRISHNA, K. (1969): Introduction.– In: KRISHNA, K. & WEESNER, F. M. (Hrsg.): *Biology of Termites*, **1**: 1-17; New York, London (Academic Press).
- (1970): Taxonomy, phylogeny, and distribution of termites.– In: KRISHNA, K. & WEESNER, F. M. (Hrsg.): *Biology of Termites*, **2**: 127-152; New York, London (Academic Press).

- (1990): Isoptera.— In: GRIMALDI, D. A. (Hrsg.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil.— Bulletin of the American Museum of Natural History, **195**: 76-81; New York.
- KRISHNA, K. & EMERSON, A. E. (1983): A new fossil species of termite from Mexican Amber, *Mastotermes electromexicus* (Isoptera, Mastotermitidae).— American Museum Novitates, **2767**: 1-8; New York.
- KRISTENSEN, N. P. (1981): Phylogeny of insect orders.— Annual Review of Entomology, **26**: 135-157; Palo Alto, Californien.
- (1991): Phylogeny of extant hexapods.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): Insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 125-140; Melbourne (Melbourne University Press).
- (1997): Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineage: phylogeny and the ecological scenario.— In: GRANDCOLAS, P. (Hrsg.): The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios.— Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, **173**: 253-271; Paris.
- KRUMBIEGEL, G., RÜFFEL, L. & HAUBOLD, H. (1983): Das eozäne Geiseltal, ein mitteleuropäisches Braunkohlenvorkommen und seine Pflanzen- und Tierwelt.— Neue Brehm-Bücherei, **237**: 227 S.; Wittenberg (Ziemsen).
- KRZEMINSKI, W. (1985): Limoniidae (Diptera, Nematocera) from Baltic Amber (in the collection of the Museum of the Earth in Warsaw). Part I. Subfamily Limoniinae.— Prace Muzeum Ziemi, **37**: 113-117; Warszawa.
- (1992): Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution.— Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, **65**: 39-59; Basel.
- (1993): The systematic position of *Stibadocerites europaeus* ZEUNER from the Upper Cretaceous of Scotland (Diptera: Tipulomorpha).— Annals of the Upper Silesian Museum, Entomology, Supplement, **1**: 77-80; Bytom.
- (1998): Origin and the first stages of evolution of the Diptera Brachycera.— In: ISMAY, J. W. (Hrsg.): Abstract Volume. 4th International Congress of Dipterology: 113-114; Oxford.
- KRZEMINSKI, W. & ANSORGE, J. (1995): New Upper Jurassic Diptera (Limoniidae, Eoptychoptoridae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany).— Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **221**: 1-7; Stuttgart.
- KRZEMINSKI, W. & EVENHUIS, N. L. (2000): Review of the Diptera palaeontological records.— In: PAPP, L. & DARVAS, B. (Hrsg.): Manual of the Palearctic Diptera, **1**: 535-564; Budapest (Herald Science).
- KRZEMINSKI, W. & GENTILINI, G. (1992): New information on Limoniidae from Monte Castellaro, Italy (Upper Miocene).— Acta zoologica Cracoviensia, **35** (1): 87-95; Kraków.
- KRZEMINSKI, W. & KOVALEV, V. G. (1988): The taxonomic status of *Architipula fragmentosa* (BODE) and the family Eoasilidae (Diptera) from the Lower Jurassic.— Systematic Entomology, **13**: 55-56; London.
- KRZEMINSKI, W. & TESKEY, H. J. (1987): New taxa of Limoniidae (Diptera: Nematocera) from Canadian amber.— The Canadian Entomologist, **119**: 887-892; Ottawa, Ontario.
- KRZEMINSKI, W. & ZESSIN, W. (1990): The Lower Jurassic Limoniidae from Grimmen (GDR) (Dipt. Nematocera).— Deutsche Entomologische Zeitschrift, N. F., **37** (1-3): 39-43; Berlin.
- KUKALOVÁ-PECK, J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): The insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 141-179; Melbourne (Melbourne University Press).
- KUKALOVÁ-PECK, J. & BRAUCKMANN, C. (1992): Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta).— Canadian Journal of Zoology, **70**: 2452-2473; Ottawa.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & WILLMANN, R. (1990): Lower Permian "Mecopteroid-like" insects from Central Europe (Insecta, Endopterygota).— Canadian Journal of Earth Sciences, **27**: 459-468; Ottawa.
- KUMAR, R. (1974): A revision of world Acanthosomatidae (Heteroptera: Pentatomoidea): keys to and descriptions of subfamilies, tribes and genera with designation of types.— Australian Journal of Zoology, Supplement, **34**: 1-60; Melbourne.
- KUSCHEL, G. (1992): Reappraisal of the Baltic Amber Curculionoidea described by E. Voss.— Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **73**: 191-215; Hamburg.
- (1995): A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies.— Memoirs

- of the Entomological Society of Washington, **14**: 5-33; Washington, D.C..
- KUSCHEL, G., OBERPRIELER, R. G. & RAYNER, R. J. (1994): Cretaceous weevils from southern Africa, with description of a new genus and species and phylogenetic and zoogeographical comments (Coleoptera: Curculionoidea).— *Entomologica Scandinavica*, **25**: 137-149; Lund.
- KUTTER, H. (1977): Hymenoptera: Formicidae.— In: SCHWEIZERISCHE ENTOMOLOGISCHE GESELLSCHAFT (Hrsg.): *Insecta Helvetica*, **6**: 298 S.; Lausanne.
- LABANDEIRA, C. C. (2002): Paleobiology of middle Eocene plant-insect associations from the Pacific Northwest: A preliminary report.— *Rocky Mountain Geology*, **37** (1): 31-59; Laramie, Wyoming.
- LABANDEIRA, C. C., LE PAGE, B. A. & JOHNSON, A. H. (2001): A *Dendroctonus* bark engraving (Coleoptera: Scolytidae) from the middle Eocene *Larix* (Coniferales: Pinaceae): Early or delayed colonization).— *American Journal of Botany*, **88** (11): 2026-2039; Columbus, Ohio.
- LABANDEIRA, C. C. & SEPKOSKI, J. J., Jr. (1993): Insect diversity in the fossil record.— *Science*, **261**: 310-315; Washington, D.C..
- LABHART, T. & MEYER, E. P. (1999): Detectors for polarized skylight in insects: a survey of ommatidial specialization in the dorsal rim area of the compound eye.— *Microscopy Research and Technique*, **47**: 368-379; New York.
- LALLEMAND, V. (1963): Revision des Fulgoridae (Homoptera). Deuxieme Partie. Faunes Asiatique et Australienne.— *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **75**: 1-99; Bruxelles.
- LARIVIÈRE, M.-C. (1995): Cydnidae, Acanthosomatidae, and Pentatomidae (Insecta: Heteroptera): systematics, geographical distribution, and biogeology.— *Fauna of New Zealand*, **35**: 1-112; Lincoln.
- LAROCHELLE, A. & LARIVIÈRE, M.-C. (2001): Carabidae (Insecta: Coleoptera): catalogue.— *Fauna of New Zealand*, **43**: 1-285; Wellington.
- LARSSON, S. G. (1978): Baltic amber - a palaeobiological study.— *Entomograph*, **1**: 1-192; Klampenborg.
- LAWRENCE, J. F. & BRITTON, E. B. (1991): Coleoptera.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): *Insects of Australia. A textbook for students and research workers*. [2. Auflage], **2**: 543-683; Melbourne (Melbourne University Press).
- LAWRENCE, J. F., HASTINGS, A. M., DALLWITZ, M. J., PAINE, T. A. & ZURCHER, E. J. (1999): *Beetles of the World: A Key and Information System for Families and Subfamilies*.— CD-ROM, Version 1.0 for MS-Windows; Melbourne (CSIRO Publishing).
- LAWRENCE, J. F. & NEWTON, A. F., Jr. (1995): Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names).— In: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A. (Hrsg.): *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*: 779-1006; Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).
- LE MASNE, G. (1961): Recherches sur la biologie des animaux myrmécophiles IV. Observations sur le compartement de *Paussus favieri* FAIRM., hôte de la Fourmi *Pheidole pallidula* NYL.— *Annales de Facultés des Sciences*, **31**: 111-130; Marseille.
- LEA, A. (1910): Descriptions of Australian Curculionidae, with notes on previously described species. Part VIII.— *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **34**: 13-58; Adelaide.
- LEWIS, S. E. (1994): Evidence of leaf-cutting bee damage from the Republic sites (Middle Eocene) of Washington.— *Journal of Paleontology*, **68**: 172-173; Lawrence, Kansas.
- LIEBIG, V. (2002): Neuaufnahme der Forschungsbohrungen KB 1, 2, 4, 5, und 7 von 1980 aus der Grube Messel (Sprenglinger Horst, Südhessen).— *Kaupia*, **11**: 3-68; Darmstadt.
- LIEBIG, V. & GRUBER, G. (2000): The Messel drillings of 1980: redescription and interpretation (Grube Messel, southern Hesse, Germany).— *Terra Nostra*, **2000/6**: 254-258; Berlin.
- LIN, Q. (1976): The Jurassic fossil insects from western Liaoning.— *Acta Paleontologica Sinica*, **15**: 97-116; Peking [in chin.].
- (1986): Early Mesozoic fossil insects from South China.— *Palaeontologica Sinica, New Series B*, **170** (21): 1-112; Beijing.
- LOHMANN, H. (1996): Das phylogenetische System der Anisoptera (Insecta: Odonata).— *Entomologische Zeitschrift*, **106** (6/7): 209-252 (first part), 253-296 (second part), 360-367 (first postscript); Frankfurt am Main.
- LÖHNERTZ, W. (1994): Grundzüge der morphologischen Entwicklung der südlichen Eifel im ältesten Tertiär.— *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft*, **16**: 17-38; Mainz.
- LOMHOLD, O. (1982): On the origin of bees.— *Entomologica Scandinavica*, **45**: 185-190; Lund.

- LUNA DE CARVALHO, E. (1973): Subsídios para un estudo monográfico dos Paussideos australianos (Coleoptera Carabidae Paussinae).– "Livro de Homenagem" Prof. Fernando Frade Viegas da Costa, 70th Aniversario, **1968**: 71-98; Lisboa.
- (1977): Are there termitophilous Paussid beetles? (Coleoptera, Carabidae, Paussinae).– Socio-biology, **3** (1): 67-70; Chico, Californien.
- (1989): Essai monographique des Coléoptères Protopaussines et Paussines.– Memórias do Instituto de Investigação científica tropical, segunda série, **70** (1987): 1-1028; Lisboa.
- LUTZ, H. (1984a): Parallelophoridae - isolierte Analfelder eozäner Schaben (Insecta: Blattoidea).– Paläontologische Zeitschrift, **58** (1/2): 145-147; Stuttgart.
- (1984b): Beitrag zur Kenntnis der Unteroligozänen Insektenfauna von Céreste (Süd-Frankreich).– Documenta naturae, **21**: 1-25; Stuttgart.
- (1986): Eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta: Hymenoptera) aus dem mittel-eozänen Ölschiefer der "Grube Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen).– Senckenbergiana lethaea, **67** (1/4): 177-218; Frankfurt am Main.
- (1988): Die Arthropoden-Thanatozönose vom "Eckfelder Maar" - Ein erster Überblick.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **26**: 151-155; Mainz.
- (1990): Systematische und palökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt.– Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **124**: 1-165; Frankfurt am Main.
- (1991a): Fossilfundstätte Eckfeld. Beiträge zur Flora und Fauna des Mitteleozäns der Eifel. – 51 S.; Mainz. [Unter Mitarbeit von H. FRANKENHÄUSER, Th. BECKER, H. BECKERT und T. RENTZSCH].
- (1991b): Qualitative und quantitative Verteilung von Kleinfossilien im Bereich des Nordhanges der Fundstätte Messel (Mittel-Eozän).– Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **139**: 83-97; Frankfurt am Main.
- (1993a): *Eckfeldapis electrapoides* nov. gen. n.sp., eine "Honigbiene" aus dem Mittel-Eozän des "Eckfelder Maars" bei Manderscheid/Eifel, Deutschland (Hymenoptera: Apidae, Apinae).– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 177-199; Mainz.
- (1993b): Grabungskampagne im "Eckfelder Maar": 1992.– Mitteilungen der Rheinisch Naturforschenden Gesellschaft, **14**: 53-59; Mainz.
- (1993c): The Middle-Eocene "Fossilagerstätte Eckfelder Maar" (Eifel, Germany).– Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, **2**: 21-25; Darmstadt.
- (1993d): Arthropods from the Eocene Eckfelder Maar (Eifel, Germany) as a source for paleoecological informations.– In: NEGENDANK, J. W. F. & ZOLITSCHKA, B. (Hrsg.): Paleolimnology of European Maar Lakes, **49**: 485-489; Berlin, Heidelberg.
- (1993e): Zur Sedimentologie der Leithorizonte des "Eckfelder Maars" bei Manderscheid/Eifel (Mittel-Eozän; Deutschland).– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 65-83; Mainz.
- (1993f): Zur Taphonomie der aquatischen und terrestrischen Fauna des "Eckfelder Maars" (Mittel-Eozän; Deutschland): Ergebnisse aus den Grabungen 1990-1992.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 85-113; Mainz.
- (1996): Die fossile Insektenfauna von Rott.– In: VON KOENIGSWALD, W. (Hrsg.): Fossilagerstätte Rott bei Hennef am Siegengebirge. Das Leben an einem subtropischen See vor 25 Millionen Jahren: 41-56; Siegburg (Rheinlandia Verlag).
- (1997): Taphozönosen terrestrischer Insekten in aquatischen Sedimenten - ein Beitrag zur Rekonstruktion des Paläoenvironments.– Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **203** (2): 173-210; Stuttgart.
- (1998a): Zur Korrelation von Fazies und Fossilführung im Eckfelder Maar (Mittel-Eozän, Vulkaneifel, Deutschland).– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **36**: 39-46; Mainz.
- (1998b): Die unteroligozäne Insekten-Taphozönose von Sieblos/Rhön - ein Schlüssel für die Rekonstruktion des aquatischen Paläoenvironments.– In: MARTINI, E. & ROTHE, P. (Hrsg.): Die alttertiäre Fossilagerstätte Sieblos an der Wasserkupper / Rhön.– Geologische Abhandlungen Hessen, **104**: 101-114; Wiesbaden (Hessisches Landesamt für Bodenforschung).
- (2000): Correlation of facies and fossil contents in meromictic lakes – The example Eckfeld Maar.– Terra Nostra, **2000** (6): 307-308; Berlin.
- LUTZ, H., FRANKENHÄUSER, H. & NEUFFER, F. O. (1998): Fossilfundstätte Eckfelder Maar - Archiv eines mitteleozänen Lebensraumes in der Eifel. – 51 S.; Mainz (Landessammlung für Naturkunde).
- LUTZ, H. & NEUFFER, F. O. (1994): Zur Sedimentologie des Eckfelder Maars (Mittel-Eozän; Deutschland) und zur Taphonomie seiner aquati-

- schen Fauna: Befunde der Grabungen 1993 und 1994.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **16**: 87-101; Mainz.
- (2000): The middle Eocene fossiliferous site Eckfeld Maar.– GFF, **122** (1): 95-96; Stockholm.
- LYAL, C. H. C. (1985): Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference to the lice (Psocodea: Phthiraptera).– Systematic Entomology, **10**: 145-165; Oxford.
- MACHATSCHKE, J. W. (1972): Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae.– Coleopterorum Catalogus, Supplementa, **66**: 1-361; Gravenhage (Junk).
- MACKERRAS, I. M. (1954): The classification and distribution of Tabanidae (Diptera). I. General review.– Australian Journal of Zoology, **2**: 431-454; Melbourne.
- MADDISON, D. R., BAKER, M. D. & OBER, K. A. (1999): Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae).– Systematic Entomology, **24**: 103-138; Oxford.
- MAI, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas.– 691 S.; Jena (G. Fischer).
- MANCHESTER, S. R. (1999): Biogeographical relationships of North American Tertiary floras.– Annals of the Missouri Botanical Gardens, **86** (2): 472-522; Missouri.
- MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & MARTINELL, J. (1993): Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of Lithographic Limestones from Spain.– Kaupia, **2**: 133-144; Darmstadt.
- MASNER, L. (1956): First preliminary report on the occurrence of genera of the group Proctotrupoidea (Hym.) in CSR. (First part - Family Scelionidae).– Acta Faunica Entomologica Musei Nationalis Pragae, **1**: 99-126; Prag.
- (1976): Revisionary notes and keys to the world genera of Scelionidae (Hymenoptera; Proctotrupoidea).– Memoirs of the Entomological Society of Canada, **97**: 1-87; Ottawa.
- MATSUDA, R. (1960): Morphology, evolution and a classification of the Gerridae (Hemiptera-Heteroptera).– Kansas University Science Bulletin, **41**: 25-632; Lawrence, Kansas.
- MATTHEWS, E. G. (1987): A Guide to the Beetles of South Australia, Part 5. Polyphaga: Tenebrionoidea. South Australian Museum.– Special Educational Bulletin Series, **8**: 1-67; Adelaide.
- MAULIK, S. (1937): Distributional correlation between hispine beetles and their host plants.– Proceedings of the Zoological Society of London, **A2**: 129-159; London.
- MAY, B. M. (1993): Fauna of New Zealand. Larvae of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera): a systematic overview.– **28**: 226 S.; Lincoln (Whenua Oress).
- MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.) (1981): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1.– Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: III + 674; Quebec (Canadian Government Publishing Centre).
- MCGAVIN, G. C. (2000): Insects, spiders and other terrestrial arthropods.– 256 S.; London (Darlington Kindersley).
- MEISCHNER, D. (2000): Der pliozäne Teich von Willershausen am Harz.– In: PINNA, G. & MEISCHNER, D. (Hrsg.): Europäische Fossilagerstätten: 223-228, 261; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- MELICHAR, L. (1898): Monographie der Ricaniiden (Homoptera).– Annalen des naturhistorischen Hofmuseums Wien, **13**: 197-359; Wien.
- (1923): Homoptera, Fam. Acanaloiidae, Flatidae et Ricaniidae.– In: WYTSMAN, P. A. (Hrsg.): Genera Insectorum, Fascicule, **128**: 1-185; Tervuren (Belgique).
- MELO, G. A. R. (1999): Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps.– Scientific Papers, Natural History Museum, University of Kansas, **14**: 1-55; Lawrence, Kansas.
- MENKE, A. S. (1997): Family-Group names in Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea).– Journal of Hymenoptera Research, **6**: 243-255; Washington, D.C..
- MENKE, A. S. & BOHART, R. M. (1979): Sphecidae wasps of the world: errors and omissions (Hymenoptera: Sphecidae).– Proceedings of the Entomological Society of Washington, **81**: 111-124; Washington, D.C..
- MERTZ, D. F., SWISHER, C. C., FRANZEN, J. L., NEUFFER, F. O. & LUTZ, H. (2000): Numerical dating of the Eckfeld maar fossil site, Eifel, Germany: a calibration mark for the Eocene time scale.– Naturwissenschaften, **87** (2000): 270-274; Berlin.
- METCALF, Z. P. & WADE, V. (1966): A catalogue of the fossil Homoptera (Homoptera: Auchenorrhyncha). General catalogue of the Homoptera, supplement to fascicle I - Membracidae of the ge-

- neral catalogue of the Hemiptera.— V + 245 S.; Raleigh (North Carolina State University).
- MEUNIER, F. (1904): Monographie des Cecidomyiidae, des Sciaridae, des Mycetophilidae et des Chironomidae de l'ambre de la Baltique.— Annales de la Societe scientifique de Bruxelles, **28**: 12-275; Bruxelles.
- (1921): Die Insektenreste aus dem Lutetien von Messel bei Darmstadt.— Abhandlungen der Hessischen Geologischen Landesanstalt, **7**: 1-15; Wiesbaden.
- MEYER, W. (1986): Geologie der Eifel.— 614 S.; Stuttgart (Schweizerbart).
- MEYER, W., PIRRUNG, B. M. & STETS, J. (1994): Der variscische Sockel in der Umgebung des Eckfelder Maares.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **16**: 9-16; Mainz.
- MICHELSSEN, V. (1996): Neodiptera: New insights into the adult morphology and higher level phylogeny of Diptera (Insecta).— Zoological Journal of the Linnean Society, **117**: 71-102; London.
- MICHENER, C. D. (1944): Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera).— Bulletin of the American Museum of Natural History, **82**: 151-326; New York.
- (1956): Hymenoptera.— In: TUXEN, S. L. (Hrsg.): Taxonomist's glossary of genitalia in insects: 131-140; Copenhagen (Munksgaard).
- (2000): The bees of the world.— 913 S.; Baltimore (Johns Hopkins University Press).
- MICHENER, C. D. & GRIMALDI, D. A. (1988a): The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior.— Proceedings of the National Academy of Sciences, **85**: 6424-6426; Washington, D.C..
- (1988b): A *Trigonia* from the Late Cretaceous Amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae).— American Museum Novitates, **2917**: 1-10; New York.
- MICHENER, C. D., WINSTON, M. L. & JANDER, R. (1978): Pollen manipulation and related activities and structures in bees of the family Apidae.— University of Kansas Science Bulletin, **51**: 575-601; Lawrence, Kansas.
- MICKLICH, N. & WUTTKE, M. (1988): Weitere Fischfunde aus dem Eozän von Eckfeld bei Manderscheid (SW-Eifel, Bundesrepublik Deutschland).— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **26**: 107-149; Mainz.
- MINGRAM, J. (1994): Sedimentologie und Zyklizität laminiertes eozäner Ölschiefer von Eckfeld / Eifel.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **16**: 55-85; Mainz.
- (1998): Laminated Eocene maar-like sediments from Eckfeld (Eifel region, Germany) and their short-term periodicities.— Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **140**: 289-305; Amsterdam.
- MITTER, C., FARRELL, B. & WIEGMAN, B. (1988): The phylogenetic study of adaptive zones: Has phytophagy promoted insect diversification?— The American Naturalist, **132**: 107-183; Chicago.
- MIZUNUMA, T. & NAGAI, S. (1994): The Lucanid Beetles of the World.— Iconographic Series of Insecta, **1**: 337 S.; Nakano, Tokyo (Mushi-Sha).
- MORIMOTO, K. (1962): Comparative morphology and phylogeny of the superfamily Curculionoidea of Japan.— Journal of the Faculty of Agriculture, **111** (4): 331-373; Kyushu.
- (1976): Notes on the family characters of Apionidae and Brentidae (Coleoptera), with a key to the related families.— Kontyu, **44** (4): 467-476; Tokyo.
- MROCKOWSKI, M. (1968): Distribution of the Dermestidae (Coleoptera) of the world with a catalogue of all known species.— Annales Zoologici, **26** (3): 15-191; Warszawa.
- MUIR, F. (1923): On the classification of the Fulgoroidea (Homoptera).— Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, **5** (2): 205-247; Honolulu.
- (1930): On the classification of the Fulgoroidea (Homoptera).— Annual Magazine of Natural History, **10** (6): 461-478; London.
- MÜLLER, A. (1996): Host plant specialization in western palearctic anthidiine bees.— Ecological Monographs, **66**: 235-257; Washington, D.C..
- MUONA, J. (1993a): Eucnemidae and Throscidae from Baltic amber (Coleoptera).— Entomologische Blätter Zeitschrift für Biologie und Systematik der Käfer, **89**: 15-45; Krefeld.
- (1993b): Review of the phylogeny, classification and biology of the family Eucnemidae (Coleoptera).— Entomologica Scandinavica Supplement, **44**: 1-133; Lund.
- (1995): The phylogeny of Elateroidea (Coleoptera), or which tree is best today?— Cladistics, **11**: 317-341; London.
- NAGEL, P. (1979): Aspects of the evolution of myrmecophilous adaptations in Paussinae

- (Coleoptera, Carabidae).– Miscellaneous Papers Agricultural University Wageningen, **18**: 15-34; Wageningen.
- (1987a): Fossil ant nest beetles.– Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey, **35/36**: 137-170; Tutzingen bei München.
- (1987b): Arealanalyse afrikanischer Fühlerkäfer (Coleoptera, Carabidae, Paussinae): Ein Beitrag zur Landschaftsgenese.– Erdwissenschaftliche Forschung, **21**: 1-233; Stuttgart.
- (1997): New fossil paussids from Dominican amber with notes on the phylogenetic systematics of the paussine complex (Coleoptera: Carabidae).– Systematic Entomology, **22**: 345-362; Oxford.
- NAGELL, B. & LANDAHL, C. C. (1978): Resistance to anoxia of *Chironomus plumosus* and *Chironomus anthracinus* (Diptera) larvae.– Holarctic Ecology, **1**: 333-336; Copenhagen.
- NAVES, M. A. (1985): A monograph of the genus *Pheidole* in Florida, USA.– Insecta Mundi, **1**: 53-90; Gainesville, Florida.
- NEBOISS, A. (1960): On the family Cupedidae, Coleoptera.– Proceedings of the Royal Society of Victoria, **72**: 12-20; Melbourne.
- (1984): Reclassification on *Cupes* FABRICUS (s. lat.), with descriptions of new genera and species (Cupedidae: Coleoptera).– Systematic Entomology, **9**: 443-447; Oxford.
- NEGENDANK, J. F. W., IRION, G. & LINDEN, J. (1982): Ein eozänes Maar bei Eckfeld nordöstlich Manderscheid (SW Eifel).– Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen, **11**: 157-172; Mainz.
- NEL, A. (1986): Sur trois espèces nouvelles de Termites fossiles du stampien d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône) (*Dictyoptera, Hodotermitidae, Mastotermitidae*).– L'Entomologiste, **42** (5): 271-278; Paris.
- NEL, A. & PAICHELER, J.-C. (1993): Les Isoptera fossiles. État actuel des connaissances, implications paléoécologiques et paléoclimatologiques [Insecta, Dictyoptera].– Cahiers de Paléontologie, C.N.R.S., **1993**: 102-179; Paris.
- (1994a): Les Libelluloidea fossiles. Un inventaire critique (Odonata, Anisoptera, Libelluloidea).– Entomologica Gallica, **4** (4): 166-190; Avon.
- (1994b): Les Lestoidea fossiles. Un inventaire critique (Odonata, Zygoptera).– Annales de Paléontologie, **90** (1): 1-59; Paris.
- NEL, A. & POPOV, Y. A. (2000): The oldest known fossil Hydrometridae from the lower Cretaceous of Brazil (Heteroptera: Gerromorpha).– Journal of Natural History, **34**: 2315-2322; London.
- NEL, A., ZARBOUT, M., BARALE, G. & PHILIPPE, M. (1999a): *Liassotettigarcta africana* sp. n. (Auchenorrhyncha: Cicadoidea: Tettigarctidae), the first Mesozoic insect from Tunisia.– European Journal of Entomology, **95** (4): 593-598; České Budejovice.
- NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. & PEÑALVER, E. (1999b): A review of the Eurasian fossil species of the bee *Apis*.– Palaeontology, **42** (2): 243-285; Cambridge.
- NEUEFFER, F. O., GRUBER, G., LUTZ, H. & FRANKENHÄUSER, H. (1996): Das Eckfelder Maar - Zeuge tropischen Lebens in der Eifel.– 102 S.; Mainz.
- NEWTON, A. F., Jr. & THAYER, M. K. (1995): Protopselaphinae new subfamily for *Protopselaphus* new genus from Malaysia, with a phylogenetic analysis and review of the Omaliine Group of Staphylinidae including Pselaphidae (Coleoptera).– In: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A. (Hrsg.): Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson: 219-320; Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).
- NICKEL, B. (1994): Neue palynologische Untersuchungen am mitteleozänen Ölschiefer von Eckfeld bei Manderscheid/Eifel. - Erste Ergebnisse.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **32**: 7-25; Mainz.
- (1996): Die Mitteleozäne Mikroflora von Eckfeld bei Manderscheid/Eifel.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **18**: 1-147; Mainz.
- NILSSON, A. & ROUGHLEY, R. E. (1997): The genus- and family-group names of the Dytiscidae - additions and corrections (Coleoptera).– Beiträge zur Entomologie, **47**: 359-364; Berlin.
- O'BRIEN, L. & WILSON, S. (1985): Planthopper systematics and external morphology.– In: NAULT, L. R. & RODRIGUES, J. G. (Hrsg.): The Leafhoppers and Planthoppers: 61-102; New York (Wiley & Sons).
- OHMOMO, S. & AKIYAMA, K. (1997): Jewel Beetles.– Endless Collection Series, **2**: 59 S.; Tokyo (Toshitsugu Endo).
- OLIVER, D. R. (1981): Chironomidae.– In: MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada,

- Monograph, **27**: 423-458; Quebec.
- OLSON, S. L. & FEDUCCIA, A. (1980): Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae).— Smithsonian Contributions to Zoology, **316**: 1-73; Washington, D.C..
- OOSTERBROEK, P. & COURTNEY, G. (1995): Phylogeny of the nematocerous families of Diptera (Insecta).— Zoological Journal of the Linnean Society, **115**: 267-311; London.
- PARRISH, J. J. (1993): The palaeogeography of the opening South Atlantic.— In: GEORGE, W. & LAVOCAT, R. (Hrsg.): The Africa - South America Connection: 8-27; Oxford (Clarendon Press).
- PECHUMAN, L. L. & TESKEY, H. J. (1981): Tabanidae.— In: MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 463-478; Quebec.
- PETERSON, B. V. (1975): A new Cretaceous bibionid from Canadian amber (Diptera: Bibionidae).— Canadian Entomologist, **107**: 711-715; Ottawa.
- PETRULEVICIUS, J. F. (2001): Insectos del Paleógeno del Noroeste de la Argentina. Sistemática, tafonomía y paleosinecología.— Unveröff. Diss., Universidad Nacional de La Plata, 229 S.; La Plata.
- (2002): Taphonomic cycles in the insect bearing strata of Maíz Gordo Formation, a Paleogene sequence of north-western Argentina.— In: UIMP (Hrsg.): Current topics on taphonomy and fossilization: 289-294; Valencia.
- PETRULEVICIUS, J. F., NEL, A. & MUZÓN, J. (1999): A new libelluloid family from the Upper Paleocene of Argentina.— Palaeontology, **42** (4): 677-682; Cambridge.
- PFLUG, H. D. (1959): Die Deformationsbilder im Tertiär des rheinisch-saxonischen Feldes.— Freiburger Forschungshefte, **71**: 1-110; Berlin.
- PFRETZSCHNER, H. U. (1998): Ein weiteres Exemplar von *Lethe? corbieri* NEL 1993 (Lepidoptera, Satyridae) aus dem Unter-Oligozän von Céreste (Süd-Frankreich).— Paläontologische Zeitschrift, **72** (1/2): 56-64; Stuttgart.
- PIRRUNG, B. M. (1992): Geologische und geophysikalische Untersuchungen am tertiären "Eckfelder Maar", Südwesteifel.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **30**: 3-21; Mainz.
- (1993): Weitere Sondierungen und geophysikalische Untersuchungen am eozänen Eckfelder Maar bei Manderscheid, Südwesteifel.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 37-63; Mainz.
- PIRRUNG, B. M. & BÜCHEL, G. (1994): Das Eckfelder Maar - ein tertiäres Maar der Hocheifel.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **16**: 39-53; Mainz.
- PIRRUNG, M., BÜCHEL, G. & JACOBY, W. (2001): The Tertiary volcanic basins of Eckfeld, Enspel and Messel (Germany).— Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **152** (1): 27-59; Stuttgart.
- PODENAS, S. (2000): New *Thaumastoptera* MIK, 1896 (Diptera, Limoniidae) from Jordan amber (Lower Cretaceous).— Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **84**: 237-240; Hamburg.
- POINAR, G. O., Jr. (1992): Life in Amber.— 350 S.; Stanford (Stanford University Press).
- PONGRÁCZ, A. (1928): Die fossilen Insekten von Ungarn, mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der europäischen Insekten-Fauna.— Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici, **25**: 91-194; Budapest.
- PONOMARENKO, A. G. (1969): Historical development of the Coleoptera-Archostemta.— Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **125**: 1-240; Leningrad [in russ.].
- (1995): The geological history of beetles.— In: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A. (Hrsg.): Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera, **1**: 155-171; Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).
- POPHAM, E. J. (1985): The mutual affinities of the major earwing taxa (Insecta, Dermaptera).— Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, **23**: 199-214; Hamburg, Berlin.
- (1990): Dermaptera.— In: GRIMALDI, D. A. (Hrsg.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil.— Bulletin of the American Museum of natural History, **195**: 69-75; New York.
- PRINCIS, K. (1960): Zur Systematik der Blattarien.— Eos, **36**: 427-429; Madrid.
- PROTHERO, D. R. (1994): The Eocene-Oligocene Transition.— 291 S.; New York (Columbia University Press).
- PROTHERO, D. R. & BERGGREN, W. A. (Hrsg.) (1992): Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution.— 568 S.; London (Princeton University Press).
- RASNITSYN, A. P. (1964): New Triassic Hymenoptera from Middle Asia.— Paleontologicheskij

- Zhurnal, **1964** (1): 88-96; Moscow [in russ.].
- (1969): The origin and evolution of lower Hymenoptera.— Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **123**: 1-196; Moscow [in russ.].
- (1975): Hymenoptera - Apocrita of the Mesozoic.— Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **147**: 1-132; Moscow [in russ.].
- (1980): Origin and evolution of Hymenoptera.— Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **174**: 1-192; Moscow [in russ.].
- (1990): Hymenoptera.— In: PONOMARENKO, A. G. (Hrsg.): Late Mesozoic insects of Eastern Transbaikalian.— Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **239**: 177-205; Moscow [in russ.].
- RASNITSYN, A. P. & ANSORGE, J. (2000): Two new Lower Cretaceous hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from Sierra del Montsec, Spain.— Acta Geologica Hispanica, **35** (1-2): 59-64; Barcelona.
- RASNITSYN, A. P. & KULICKA, R. (1990): Hymenopteran insects in Baltic amber with respect to the overall history of the order.— Prace Muzeum Ziemi, **41**: 53-64; Warszawa.
- RASNITSYN, A. P. & MARTÍNEZ-DIECLÒS, X. (2000): Wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera) from the Early Cretaceous of Spain.— Acta Geologica Hispanica, **35** (1-2): 65-95; Barcelona.
- RASNITSYN, A. P. & QUICKE, D. L. J. (Hrsg.) (2002): History of insects.— 517 S.; Dordrecht (Kluwer Academic Publisher).
- RASNITSYN, A. P. & ROSS, A. J. (2000): A preliminary list of arthropod families present in the Burmese amber collection at The Natural History Museum, London.— Bulletin of the Natural History Museum (Geology), **56** (1): 21-24; London.
- RASNITSYN, A. P. & ZHERIKHIN, V. V. (1999): First fossil chewing louse from the Lower Cretaceous of Baissa, Transbaikalia (Insecta, Pediculida = Phthiraptera, Saurodectidae fam. n.).— Russian Journal of Entomology, **8** (4): 253-255; Moscow.
- RATCLIFFE, B. C. & JAMESON, M. L. (Hrsg.) (2001): Generic Guide to New World Scarab Beetles.— URL: <http://www-museum.unl.edu/research/entomology/Guide/index4.htm>, (02.07.2001).
- RAYNER, R. J. & WATERS, S. B. (1990): A Cretaceous crane-fly (Diptera: Tipulidae): 93 million years of stasis.— Zoological Journal of the Linnean Society, **99**: 309-318; London.
- REHN, J. W. H. (1951): Classification of the Blattaria as indicated by their wings (Orthoptera).— Memoirs of the American Entomological Society, **14**: 1-134; Philadelphia.
- REICHENSBERGER, A. (1948): Die Paussiden Afrikas.— Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **479**: 1-32; Frankfurt am Main.
- REITTER, E. (1909): Fauna Germanica.— Käfer, **1**: 248 S.; Stuttgart (Lutz Verlag).
- REMANE, R. & WACHMANN, E. (1993): Zikaden kennenlernen, beobachten.— 288 S.; Augsburg (Naturbuch Verlag).
- RENTZ, D. C. F. & KEVAN, D. K. M. (1991): Dermaptera.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): Insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 360-368; Melbourne (Melbourne University Press).
- RESH, V. H. & ROSENBERG, D. M. (Hrsg.) (1984): The ecology of aquatic insects.— 625 S.; New York (Praeger Publishers, CBS Inc.).
- RICHTER, G. & BASZIO, S. (2002): Beiträge zur Ökologie des tertiären Messelsees.— Natur und Museum, **132** (4): 137-149; Frankfurt am Main.
- RICHTER, G. & KREBS, G. (1999): Larvenstadien von Eintagsfliegen (Insecta: Ephemeroptera) aus Sedimenten des eozänen Messelsees.— Natur und Museum, **129** (1): 350-354; Frankfurt am Main.
- RIEK, E. F. (1955): Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland.— Australian Journal of Zoology, **3** (4): 654-691; Canberra.
- (1976): A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa.— Annals of the Natural Museum, **22** (3): 791-820; Pietermaritzburg.
- RIEK, E. F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings.— Canadian Journal of Zoology, **62** (6): 1150-1166; Ottawa.
- RITZKOWSKI, S. (1997): K-Ar - Altersbestimmungen der bernsteinführenden Sedimente des Samlandes (Paläogen, Bezirk Kaliningrad).— Metalla (Sonderheft), **66**: 19-23; Bochum.
- ROHDENDORF, B. B. (1964): Historical development of the Diptera.— Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **100**: 1-311; Moscow [in russ.].
- ROIG-ALSINA, A. & MICHENER, C. D. (1993): Studies of the phylogeny and classification of long-

- tongued bees.— University of Kansas Science Bulletin, **55**: 124-162; Lawrence, Kansas.
- ROLSTON, L. H. & McDONALD, F. J. D. (1979): Keys and diagnoses for the families of Western Hemisphere Pentatomoidea, subfamilies of Pentatomidae and tribes of Pentatominae (Hemiptera).— Journal of the New York Entomological Society, **87**: 189-207; New York.
- (1981): A conspectus of Pentatomini genera of the Western Hemisphere. Part 2. (Hemiptera: Pentatomidae).— Journal of the New York Entomological Society, **88**: 257-282; New York.
- (1984): A conspectus of Pentatomini genera of the Western Hemisphere. Part 3. (Hemiptera: Pentatomidae).— Journal of the New York Entomological Society, **92**: 69-86; New York.
- ROLSTON, L. H., McDONALD, F. J. D. & THOMAS, D. B., Jr. (1980): A conspectus of Pentatomini genera of the Western Hemisphere. Part 1. (Hemiptera: Pentatomidae).— Journal of the New York Entomological Society, **88**: 120-132; New York.
- ROSS, A. J. & JARZEMBOWSKI, E. A. (1993): Arthropoda (Hexapoda; Insecta).— In: BENTON, M. J. (Hrsg.): The fossil record 2: 363-426; London (Chapman & Hall).
- ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (1989): New evidence for eusociality in the sphecoid wasp *Microstigmus comes*.— Animal Behaviour Monographs, **38**: 613-619; London.
- ROSSMANN, T. (2001): *Geiseltaliellus longicaudus* KUHN (Lacertilia: Iguanoidea) aus dem Eozän von Mitteleuropa: Neue Erkenntnisse zur Paläobiologie und Paläobiogeographie.— Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **221** (1): 1-33; Stuttgart.
- ROTH, L. M. (1991): Blattodea.— In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): Insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 320-329; Melbourne (Melbourne University Press).
- ROTHER, P. (1998): Der unteroligozäne See von Sieblos/Rhön. Salinitäts-Entwicklung nach geochemischen Untersuchungen an den Forschungsbohrungen 1994/1 und 1994/2.— In: MARTINI, E. & ROTHER, P. (Hrsg.): Die alttertiäre Fossilagerstätte Sieblos an der Wasserkupper / Rhön.— Geologische Abhandlungen Hessen, **104**: 85-100; Wiesbaden (Hessisches Landesamt für Bodenforschung).
- RUNDLE, A. J. & COOPER, J. (1971): Occurrence of a fossil insect larva from the London Clay of Herne Bay, Kent.— Proceedings of the Geologists' Association, **82** (2): 293-295; Middlesex.
- RUST, J. (1990): Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, ob. Palaeozän / unt. Eozän?) 3. Hymenoptera.— Meyniana, **42**: 25-45; Kiel.
- (1998): Biostratonomie von Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, oberes Palaeozän/unters Eozän).— Paläontologische Zeitschrift, **72** (1/2): 41-58; Stuttgart.
- (1999): Biologie der Insekten aus dem ältesten Tertiär Nordeuropas.— Habilitationsschrift Biologische Fakultät Universität Göttingen, 482 S.; Göttingen.
- RUST, J. & ANDERSEN, N. M. (1999): Giant ants from the Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae).— Zoological Journal of the Linnean Society, **125**: 331-348; London.
- SAKAI, S. (1996): Notes on the contemporary classification of Dermaptera and recent references on Dermaptera.— In: SAKAI, S. (Hrsg.): Taxonomy of the Dermaptera. — Proceedings of the 20th International Congress of Entomology: 1-10; Firenze.
- SANTIAGO-BLAY, J. A. (1994): Paleontology of leaf beetles.— In: JOLIVET, P., COX, M. & PETITPIERRE, E. (Hrsg.): Novel aspects of the biology of the Chrysomelidae: 1-68; Dordrecht.
- SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Hrsg.) (1988): Messel - Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens.— 315 S.; Frankfurt am Main (W. Kramer).
- SCHAWALLER, W. (1986): Fossile Käfer aus miozänen Sedimenten des Randecker Maars in Südwest-Deutschland (Insecta: Coleoptera).— Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **126**: 1-9; Stuttgart.
- SCHERER, G. (1982): Origins of the Alticinae (Coleoptera, Chrysomelidae).— Spixiana, **7**: 7-9; München.
- SCHLEE, D. (1969): Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der Coleorrhyncha (Insecta, Hemiptera). Phylogenetische Studien an Hemiptera IV.— Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie), **210**: 1-27; Stuttgart.
- SCHLÜTER, T. (2000): *Moltenia rieki* n. gen., n. sp. (Hymenoptera: Xyelidae?), a tentative sawfly from the Molteno Formation (Upper Triassic),

- South Africa.– Paläontologische Zeitschrift, **74** (1/2): 75-78; Stuttgart.
- SCHMIDT-KITTLER, N. & STORCH, G. (1985): Ein vollständiges Theridomyidenskelett (Mammalia: Rodentia) mit Rennmausanpassungen aus dem Oligozän von Céreste, Südfrankreich.– Senckenbergiana lethaea, **66**: 89-109; Frankfurt am Main.
- SCHNEIDER, J. (1978): Zur Taxonomie und Biostratigraphie der Blattodea (Insecta) des Karbon und Perm der DDR.– Freiburger Forschungshefte, **C 340**: 1-152; Leipzig.
- (1984): Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums. Teil II: Morphogenese des Flügelstrukturen und Phylogenie.– Freiburger Forschungshefte, **C 391**: 5-34; Leipzig.
- SCHNEIRLA, T. C. (1971): Army ants. A study in social organisation.– 349 S.; San Francisco (Freeman).
- SCHOLTZ, C. H. & BROWNE, D. J. (1996): Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea): a case for a new family.– Journal of Natural History, **30**: 597-614; London.
- SCHOLTZ, C. H. & CHOWN, S. L. (1995): The evolution of habit use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach.– In: PAKALUK, J. & SLIPINSKI, S. A. (Hrsg.): Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson: 355-374; Warszawa (Muzeum i Instytut Zoologii PAN).
- SCHUH, R. T. & SLATER, J. A. (1995): True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history.– 336 S.; Ithaca, New York (Cornell University Press).
- SCHULTZ, T. E., ENGEL, M. S. & ASCHER, J. S. (2001): Evidence for the origin of eusociality in corbiculate bees (Hymenoptera: Apidae).– Journal of the Kansas Entomological Society, **74** (1): 10-16; Lawrence, Kansas.
- SCHULTZ, T. R., ENGEL, M. S. & PRENTICE, M. (1999): Resolving conflict between morphological and molecular evidence for the origin of eusociality in the "corbiculate" bees (Hymenoptera: Apidae): a hypothesis-testing approach.– In: BYERS, G. W., HAGEN, R. H. & BROOKS, R. W. (Hrsg.): Entomological contributions in memory A. Alexander, **24**: 125-138; Lawrence, Kansas (University of Kansas Natural History Museum).
- SCHWOERBEL, J. (1999): Einführung in die Limnologie.– 8. Aufl.: 465 S.; Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm (G. Fischer).
- SCOTSESE, C. R. (1997): Paleomap Progress Report **90-0497**.– 45 S.; Arlington, Texas (Department of Geology).
- SCUDDER, S. H. (1879): The fossil insects of the Green River shales.– Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories, **4**: 747-776; Washington, D.C..
- (1890): The Tertiary insects of North America.– Report of the United States Geological Survey of the Territories, **13**: 1-734; Washington, D.C..
- SHATTUCK, S. O. (1992a): Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae).– Systematic Entomology, **17**: 199-206; London.
- (1992b): Review of the Dolichoderinae ant genus *Iridomyrmex* MAYR with descriptions of three new genera.– Journal of the Australian Entomological Society, **31**: 13-18; Brisbane.
- SHCHERBAKOV, D. E. (1982): Diagnostics of the families of the Auchenorrhyncha (Homoptera) on the basis of the wings. I. Fore wings.– Entomological Review, **60**: 64-81; London.
- (1983): Diagnostics of the families of the Auchenorrhyncha (Homoptera) on the basis of the wings. II. Hindwings.– Entomological Review, **61**: 70-78; London.
- SHCHERBAKOV, D. E., LUKASCHEVICH, E. D. & BLAGODEROV, V. A. (1995): Triassic Diptera and initial radiation of the order.– Dipterological Research, **6**: 75-115; Riga.
- SHELFORD, R. (1910): On a collection of Blattidae preserved in Amber, from Prussia.– Zoological Journal of the Linnean Society, **30**: 336-355; London.
- SILTALA, A. J. (1905): Beiträge zur Metamorphose der Trichopteren.– Acta Societatis pro fauna et flora fennica, **27** (6): 1-168; Helsingfors.
- SMETANA, A. (1985): Staphylinioidea.– In: SCHOLTZ, C. H. & HOLM, E. (Hrsg.): Insects of Southern Africa: 208-213; Pretoria (University of Pretoria).
- SMETANA, A. & HERMAN, L. (2001): Brief history of taxonomic studies of the Staphylinidae including sketches of the investigators.– In: HERMAN, L. (Hrsg.): Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to end of the second millennium. I. Introduction, history, biographical sketches, and omaliine group. – Bulletin of the American Museum of Natural History, **265**: 1-650; New York.
- SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology.– 667 S.; Ithaca, London (Cornell Uni-

- versity Press).
- (1941): The male genitalia of Hymenoptera.— *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **99** (14): 1-86; Washington.
- SORENSEN, J. T., CAMPBELL, B. C., GILL, R. J. & STEFFEN-CAMPBELL, J. D. (1995): Non-monophyly of Auchenorrhyncha ("Homoptera"), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications within pre-Heteropteroidea Hemiptera (s.l.) and a proposal for new, monophyletic suborders.— *Pan-Pacific Entomologist*, **71**: 31-60; San Francisco.
- SPAHR, U. (1981): Systematischer Katalog der Bernstein- und Kopal-Käfer (Coleoptera).— *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **80**: 1-107; Stuttgart.
- (1987): Ergänzungen und Berichtigungen zu R. Keilbachs Bibliographie und Liste der Bernsteinfossilien – Ordnung Hymenoptera.— *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **127**: 1-121; Stuttgart.
- STARÝ, J. (1992): Phylogeny and classification of Tipulomorpha, with special emphasis on the family Limoniidae.— *Acta zoologica Cracoviensia*, **35** (1): 11-36; Kraków.
- STATZ, G. (1934): Neue Tipulidenfunde aus den Braunkohleschiefern von Rott am Siebengebirge.— *Wissenschaftliche Mitteilungen des Vereins für Naturkunde und Heimatkunde*, **3**: 90-106; Köln.
- (1943): Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligozän von Rott. I. Familie: Bibionidae (Haarmücken).— *Palaeontographica Abt. A*, **95**: 1-65; Stuttgart.
- (1944): Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligozän von Rott. III. Familie: Limoniidae (Stelzmücken), IV. Familie: Tipulidae (Schnaken), V. Familie: Culicidae.— *Palaeontographica Abt. A*, **95**: 93-121; Stuttgart.
- STEFFAN, W. A. (1981): Sciaridae.— In: McAlpine, J. F. et al. (Hrsg.): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 247-255; Quebec.
- STEHLIN, H. G. (1909): Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin des Paris.— *Bulletin Societé Géologique des France*, **9**: 488-520; Paris.
- STEYSKAL, G. C. & KNUTSON, L. V. (1981): Empididae.— In: McALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 607-624; Quebec.
- STIBNICK, J. N. L. (1979): Classification of the Elateridae (Coleoptera).— *Pacific Insects*, **20** (2-3): 145-186; Honolulu.
- STITZ, H. (1939): Hautflügler oder Hymenoptera. I. Ameisen oder Formicidae.— *Die Tierwelt Deutschlands und angrenzender Meeresteile*, **37**: 428 S.; Jena (G. Fischer).
- STORCH, G. (1981): *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra).— *Senckenbergiana lethaea*, **61** (3/6): 247-289; Stuttgart.
- (1986): Die Säuger von Messel: Wurzeln auf vielen Kontinenten.— *Spektrum der Wissenschaft*: 48-66; Heidelberg.
- STORCH, G. & SCHAARSSCHMIDT, F. (1992): The Messel fauna and flora: a biogeographical puzzle.— In: SCHAAL, S. & ZIEGLER, W. (Hrsg.): *Messel – An insight into the history of the life and of the earth*: 293-297; Oxford (Clarendon Press).
- STORCH, V. & WELSCH, U. (1991): Systematische Zoologie.— 731 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- STRAUCH, F. (1970): Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandinavien im Tertiär.— *Geologische Rundschau*, **60**: 381-417; Heidelberg.
- STRONG, D. R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, T. R. E. (1984): *Insects on plants: Community patterns and mechanisms*.— 313 S.; Cambridge (Harvard University Press).
- STRUCK, R. (1899): Neue und alte Trichopteren-Larvengehäuse.— *Illustrierte Zeitschrift für Entomologie*, **4**: 117-118, 150-153, 197-199, 263-265, 292-294, 323-326, 341-344; Neudamm.
- (1903): Beiträge zur Kenntnis der Trichopterenlarven.— *Mitteilungen der geognostischen Gesellschaft zu Lübeck*, **17**: 41-124; Lübeck.
- STRÜMPER, H. (1983): Homoptera (Pflanzensauger).— In: FISCHER, M. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie*, **4**: XI+222 S.; Berlin, New York (de Gruyter).
- SUDGEN, E. A., THORP, R. W. & BUCHMANN, S. L. (1996): Honey bee-native bee competition in Australia: Focal point for environmental change and apicultural response.— *Bee World*, **77**: 26-44; Gerrards Cross.
- SUZUKI, K. (1994): Hindwing venation in the family Chrysomelidae (Coleoptera).— In: JOLIVET, P., COX, M. & PETITPIERRE, E. (Hrsg.): *Novel as-*

- pects of the biology of the Chrysomelidae: 337-354; Dordrecht.
- THEISCHINGER, N. P. (1991): Plecoptera.– In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): Insects of Australia. A textbook for students and research workers. [2. Auflage], **1**: 311-319; Melbourne (Melbourne University Press).
- THIENEMANN, A. (1920): Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen.– Archiv für Hydrobiologie, **12**: 1-65; Stuttgart.
- (1954): *Chironomus*: Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden.– Die Binnengewässer, **20**: 1-834; Stuttgart.
- THOMAS, D. B. (1992): Taxonomic synopsis of the asopine Pentatomidae (Heteroptera) of the Western Hemisphere.– Entomological Society of America, **16**: 1-156; Lanham.
- THOMPSON, R. T. (1992): Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups.– Journal of Natural History, **26**: 835-891; London.
- TIKHOMIROVA, A. L. (1968): Staphylinid beetles from the Jurassic of Karatau (Coleoptera, Staphylinidae).– In: ROHDENDORF, B. B. (Hrsg.): Jurassic Insects of Karatau: 139-154; Moskau (Akademiya Nauk SSSR) [in russ.].
- TILLYARD, R. J. (1925): The British Liassic dragonflies.– Publications of the British Museum of Natural History (Fossil Insects), **1**: 1-40; London.
- (1935): Upper Permian insects of New South Wales. IV. The order Odonata.– Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, **60**: 374-384; Sydney.
- TOBIAS, W. (1961): Die Gehäusebauten der Köcherfliegen (Trichoptera) unter Berücksichtigung der bis 1961 erschienenen Literatur.– 162 S.; Gießen [Privatdruck erschienen 1961; verfügbar nur in der Bibliothek des Max-Planck-Institutes für Limnologie / Plön].
- TORRES, M., CÁRDENAS, E., PÉREZ, S. & MORALES, A. (2000): Haematophagy and cleptohaematophagy of *Clerada apicicornis* (Hemiptera: Lygaeidae), a potential biological control agent of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae).– Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Supplemento, **95** (1): 131-133; Rio de Janeiro.
- TRÖSTER, G. (1991): Eine neue Gattung der Elateridae (Insecta: Coleoptera) *Macropunctum* gen. n. aus der Messel-Formation des unteren Mittlereozän der Fundstelle Messel.– Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **139**: 99-117; Frankfurt am Main.
- (1992a): Zur Kenntnis der Gattung *Macropunctum* (Elateridae, Pyrophorinae, Agrypnini) aus der mitteleozänen Fossilagerstätte "Eckfelder Maar" (Eifel) mit der Beschreibung einer neuen Art *Macropunctum eckfeldi* n. sp.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **30**: 111-118; Mainz.
- (1992b): Fossile Insekten aus den mitteleozänen Tonsteinen der Grube Messel bei Darmstadt.– Mitteilungen der Internationalen Entomologischen Vereinigung, **17** (4): 191-208; Frankfurt am Main.
- (1993a): Fossile Schnellkäfer der Gattung *Lanelater* ARNETT 1952 (Coleoptera, Pyrophorinae, Agrypnini) aus dem Eozän der Grube Messel bei Darmstadt.– Senckenbergiana lethaea, **73** (1): 49-60; Frankfurt am Main.
- (1993b): Zwei neue mitteleuropäische Arten der Gattung *Tenomerga* NEBOISS 1984 aus dem Mitteleozän der Grube Messel und des Eckfelder Maares (Coleoptera: Archostemmata: Cupedidae).– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 169-176; Mainz.
- (1993c): Wasserkäfer und andere Raritäten - Neue Coleoptera-Funde aus dem mitteleozänen Tonsteinen der Grube Messel bei Darmstadt.– Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, **2**: 145-154; Darmstadt.
- (1994a): Fossile Elateridae (Insecta: Coleoptera) aus dem Unteren Mitteleozän (Lutetium) der Grube Messel bei Darmstadt.– Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **170**: 11-64; Frankfurt am Main.
- (1994b): Neue Arten der Gattung *Macropunctum* (Insecta, Coleoptera, Elateridae) aus der Ölschieferfazies der mitteleozänen Messelformation der Grube Messel bei Darmstadt.– Paläontologische Zeitschrift, **68** (1/2): 145-162; Stuttgart.
- (1999): An unusual new fossil click-beetle (Coleoptera: Elateridae) from the Middle Eocene of the Grube Messel (Germany).– Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1999** (1): 11-20; Stuttgart.
- TRUEMAN, J. W. H. (1996): A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation.– Odonatologica, **25** (1): 59-72; Bilthoven.
- ULMER, G. (1906): Übersicht über die bisher bekannten Larven europäischer Trichopteren.–

- Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie, **2**: 111-117, 162-168, 209-214, 253-258, 288-296; Husum.
- VENABLES, E. M. & TAYLOR, H. E. (1963): An insect fauna of the London Clay.— Proceedings of the Geologists' Association, **73** (3): 273-279; Middlesex.
- VILHELMOSEN, L. (1997): The phylogeny of the lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order.— Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, **35**: 49-70; Berlin.
- VOCKEROTH, J. R. (1981): Mycetophilidae.— In: MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 232-246; Quebec.
- VOCKEROTH, J. R. & THOMPSON, F. C. (1987): Syrphidae.— In: MCALPINE, J. F. & Wood, D. M. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 2, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **28**: 713-743; Quebec.
- VOIGT, E. (1938): Weichteile an fossilen Insekten aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale).— Nova Acta Leopoldina, N. F., **6** (34): 1-38; Halle / Saale.
- (1952): Ein Haareinschluß mit Phthirapteren Eiern in Bernstein.— Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg, **21**: 59-74; Hamburg.
- VOIGT, H. (1967): 60. Familie: Colydiidae.— In: FREUDE, H., HARDE, K. W. & LOHSE, G. A. (Hrsg.): Die Käfer Mitteleuropas, **7**: 197-216; Krefeld (Goecke & Evers).
- VOISIN, J.-F. & Nel, A. (1993): Un *Lixus* fossile du Miocène français (Coleoptera, Curculionidae).— Bulletin de la Société entomologique de France, **98** (1): 19-21; Paris.
- VON HAYEK, C. M. F. (1973): A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera, Elateridae).— Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology), Supplement, **20**: 1-309; London.
- (1979): Additions and corrections to "A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera, Elateridae)".— Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology), **38** (5): 183-261; London.
- VOS, H. & MINGRAM, J. (2002): Solare Fingerabdrücke in eozänen Laminiten aus dem Eckfelder Maar.— In: NIEBUHR, B. (Hrsg.): GEO 2002 - Planet Erde: Vergangenheit, Entwicklung, Zukunft.— Schriftenreihe der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **21**: 342-343; Hannover.
- VOSS, E. (1953): Einige Rhynchophoren der Bernsteinfauna (Col.).— Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg, **22**: 119-140; Hamburg.
- WACHMANN, E., PLATEN, R. & BARNDT, D. (1995): Laufkäfer.— 295 S.; Augsburg (Natur Buch Verlag).
- WÄGELE, J.-W. (2000): Grundlagen der phylogenetischen Systematik.— 315 S.; München (Pfeil).
- WAGNER, T., NEINHUIS, C. & BARTHOLOTT, W. (1996): Wettability and contaminability of insect wings as a function of their surface sculptures.— Acta Zoologica, **77** (3): 219-225; Stockholm.
- WAHL, D. B. & SHARKEY, M. J. (1993): Superfamily Ichneumonoidea.— In: GOULET, H. & HUBER, J. T. (Hrsg.): Hymenoptera of the world: An identification guide to families: 358-509; Ottawa (Research Branch, Agriculture Canada Publication).
- WAPPLER, T. (2002): *Dicranoptycha* (Insecta: Nematocera: Limoniidae) aus der mitteleozänen Fossilagerstätte Eckfelder Maar bei Mandercheid/Eifel (Deutschland).— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **40**: 129-134; Mainz.
- (in Vorb.): *Euarchistigma? superstes* n. sp., ein weiterer „Südamerikaner“ im Alt-Tertiär Europas. [vorgesehen für Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie].
- (in Vorb.): How old is Baltic amber? - New evidence for an Middle Eocene age from limnic sediments.
- & ANDERSEN, N. M. (submitt.): Fossil water striders from the Middle Eocene fossil sites Eckfeld and Messel, Germany (Hemiptera, Gerromorpha).— Paläontologische Zeitschrift; Stuttgart.
- & ENGEL, M. S. (2002): Eocene bees from Germany.— In: NIEBUHR, B. (Hrsg.): GEO 2002 - Planet Erde: Vergangenheit, Entwicklung, Zukunft.— Schriftenreihe der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **21**: 346; Hannover.
- (im Druck): The Middle Eocene bee faunas of the Eckfeld Maar and Messel, Germany (Hymenoptera: Apoidea).— Journal of Paleontology; Lawrence, Kansas.
- , SMITH, V. & DALGLEISH, R. C. (in Vorb.): *Megamenopon rasnitsyni* n. gen., n. sp. (Phthiraptera: Amblycera: Menoponidae), a chewing louse from the Eckfeld maar (Middle Eocene), Germany. [vorgesehen für Nature].
- WASMANN, E. (1926a): Die Paussidengattungen des

- baltischen Bernsteins (265. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen).– Zoologischer Anzeiger, **68** (1/2): 25-30; Jena.
- (1926b): Die *Arthropteris*-Formen des baltischen Bernsteins.– Zoologischer Anzeiger, **68** (9/10): 225-232; Jena.
- (1929): Die Paussiden des baltischen Bernsteins und die Stammesgeschichte der Paussiden.– In: ANDRÉE, K. (Hrsg.): Bernstein-Forschungen, **1**: 1-110; Berlin, Leipzig (de Gruyter & Co.).
- WATERS, S. B. (1989): A new hybotine dipteran from the Cretaceous of Botswana.– Palaeontology, **32**: 657-667; Oxford.
- WATSON, J. A. L. & GAY, F. J. (1991): Isoptera.– In: CSIRO & NAUMANN, I. D. (Hrsg.): The insects of Australia. A textbook for students and research workers, **2**, 2. Aufl.: 330-347; Melbourne (Melbourne University Press).
- WATT, J. C. (1974): A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera).– New Zealand Journal of Zoology, **1** (4): 381-452; Wellington.
- WEBER, C. O. (1853): Ueber das Braunkohlenlager von Eckfeld in der Eifel.– Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins Preussens von Rheinland und Westfalen, **10**: 409-415; Bonn.
- WEDMANN, S. (1994): Fossile Vertreter der Eucnemidae und Throscidae (Insecta: Coleoptera) aus der mitteleozänen Messel-Formation.– Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **170**: 65-73; Frankfurt am Main.
- (1998): Taphonomie der Bibionidae (Insecta: Diptera) aus der oberoligozänen Fossilagerstätte Enspel (Deutschland).– Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **1998** (9): 513-528; Stuttgart.
- (2000): Die Insekten der oberoligozänen Fossilagerstätte Enspel (Westerwald, Deutschland) – Systematik, Biostratonomie und Paläoökologie.– Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **23**: 1-154; Mainz.
- WEDMANN, S. & HÖRNSCHEMEYER, T. (1994): Fossile Prachtkäfer (Coleoptera: Buprestidae: Buprestinae und Agrilinae) aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt, Teil 2.– Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **170**: 137-187; Frankfurt am Main.
- WEIDLICH, M. (1987): Systematik und Taxonomie der Buprestidae des mitteleozänen Geiseltales (Insecta, Coleoptera).– Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, **12**: 29-52; Gotha.
- WEIDNER, H. (1966): Betrachtungen zur Evolution der Termiten.– Deutsche Entomologische Zeitschrift, N. F., **13** (IV/V): 323-350; Berlin.
- (1970): Isoptera (Termiten).– Handbuch der Zoologie, **4**: 2/14 (Lfg. 13), 147 S.; Berlin, New York (de Gruyter).
- WEIDNER, H. & RIOU, B. (1986): Termiten (Isoptera) aus dem Obermiozän von St-Bauzile (Ardèche, Frankreich).– Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **61**: 343-365; Hamburg.
- WEIGHTON, D. C. (1980): New species of Tipulidae from the Paleocene of central Alberta, Canada.– Canadian Entomology, **112**: 621-628; Ottawa.
- WEISE, J. (1916): Chrysomelidae: Chrysomelinae.– Coleopterorum Catalogus, **68** (12): 1-255; Gravenhage (Junk).
- WEITSCHAT, W. & WICHARD, W. (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein.– 256 S.; München (Pfeil).
- WESTWOOD, J. O. (1854): Contributions to fossil entomology.– Quarterly Journal of the Geological Society of London, **10**: 378-396; London.
- WHEELER, W. C., SCHUH, R. T. & BANG, R. (1993): Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets.– Entomologica Scandinavica, **23**: 121-137; Svedborg.
- WHEELER, W. M. (1915): The ants in the Baltic amber.– Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg in Preussen, **55** (1914): 1-141; Leipzig/Berlin.
- WHITFIELD, J. B. (1998): Phylogeny and evolution of the host-parasitoid interactions in Hymenoptera.– Annual Review of Entomology, **43**: 129-151; Palo Alto, Californien.
- WICHARD, W., ARENS, W. & EISENBEIS, G. (1995): Atlas zur Biologie der Wasserinsekten.– 338 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- WICHARD, W. & WEITSCHAT, W. (1996): Wasserinsekten im Bernstein – eine paläobiologische Studie.– Entomologische Mitteilungen des Löbbecke-Museum+Aquazoo, Beiheft, **4**: 1-122; Düsseldorf.
- WICKHAM, H. F. (1912): A report on some recent collections of fossil Coleoptera from the Miocene shales of Florissant.– Bulletin from the Laboratories of Natural History of the State University of Iowa, **6** (3): 3-38; Iowa.
- (1913): The Princeton collection of fossil beetles from Florissant.– Annals of the Entomological Society of America, **6**: 359-366; Columbus.

- (1914): New Miocene Coleoptera from Florissant.— Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, **58**: 423-494; Cambridge, Massachusetts.
- WIGHTON, D. C. & WILSON, M. V. H. (1986): The Gomphaeschninae (Odonata: Aeshnidae): New fossil genus, reconstructed phylogeny, and geographic history.— Systematic Entomology, **11**: 505-522; Oxford.
- WILDE, V. (1989): Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland).— Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **115**: 1-213; Frankfurt am Main.
- (1995): Die Makroflora aus dem Mitteleozän des Geiseltalgebietes, kurze Übersicht und Vergleiche.— Hallesches Jahrbuch der Geowissenschaften, **B17**: 121-138; Halle/Saale.
- WILDE, V. & FRANKENHÄUSER, H. (1998): The Middle Eocene plant taphocenosis from Eckfeld (Eifel, Germany).— Review of Palaeobotany and Palynology, **101**: 7-28; Amsterdam.
- WILDE, V., FRANKENHÄUSER, H. & LUTZ, H. (1993): Algenreste aus den mitteleozänen Sedimenten des Eckfelder Maars bei Manderscheid in der Eifel.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, **31**: 127-148; Mainz.
- WILDE, V., FRANKENHÄUSER, H. & NICKEL, B. (2001): Small-scale Variations of Eocene Vegetation in Central Europe: Results and Implications.— Climate and Biota of the Early Paleocene, Abstracts: 100; Powell, Wyoming.
- WILLE, A. (1977): A general review of fossil stingless bees.— Revista de Biología Tropical, **25**: 43-46; San José.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit.— 207 S.; Berlin, Hamburg (Parey).
- (1987): Mißverständnisse um das biologische Artkonzept.— Paläontologische Zeitschrift, **61** (1/2): 3-15; Stuttgart.
- (1989): Evolution und phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola).— Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **544**: 1-153; Frankfurt am Main.
- (1990a): Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, ob. Palaeozän / unt. Eozän?) 2. Dermaptera.— Meyniana, **42**: 15-23; Kiel.
- (1990b): Die Bedeutung paläontologischer Daten für die zoologische Systematik.— Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, **83**: 277-289; Stuttgart, Leipzig.
- WILSON, E. O. (1955): A monographic revision of the ant genus *Lasius*.— Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, **113**: 355-386; Cambridge, Massachusetts.
- WILSON, M. V. H. (1980): Eocene lake environments: depth and distance-from-shore variations in fish, insect, and plant assemblages.— Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **32**: 21-44; Amsterdam.
- (1982): Early Cenozoic insects: paleoenvironmental biases and evolution of the North American insect fauna.— Proceedings of the 3rd North American Paleontological Convention, **2**: 585-588; Stroudsburg.
- (1988a): Taphonomic processes: Information loss and information gain.— Geoscience for Canada, **15** (2): 131-148; Ottawa.
- (1988b): Reconstruction of ancient lake environments using both autochthonous and allochthonous fossils.— Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **62**: 609-623; Amsterdam.
- WILSON, S. W., MITTER, C., DENNO, R. F. & WILSON, M. R. (1994): Evolutionary patterns of host plant use by delphacid planthoppers and their relatives.— In: DENNO, R. F. & PERFECT, T. J. (Hrsg.): Planthoppers. Their ecology and management: 7-113; London (Chapman & Hall).
- WINDLEY, B. F. (1995): The evolving continents.— 526 S.; New York (Wiley & Sons).
- WINDOLF, R. (1994): Krokodilreste aus dem Mittleren Eozän des Eckfelder Maars bei Manderscheid, Deutschland.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv, Beiheft, **16**: 177-187; Mainz.
- WOLFE, J. A. (1972): An interpretation of Alaska Tertiary floras.— In: GRAHAM, A. (Hrsg.): Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America: 201-233; Amsterdam (Elsevier).
- (1978): A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere.— American Scientist, **66** (6): 694-703; New Haven.
- WOOD, D. M. & BORKENT, A. (1989): Phylogeny and classification of the Nematocera.— In: MCALPINE, J. F. & WOOD, D. M. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 3, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **32**: 1333-1370; Quebec.
- WOOD, G. C. (1981): Asilidae.— In: MCALPINE, J. F. et al. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **27**: 549-573; Quebec.

- WOODBURNE, M. O. & SWISHER, C. C., III. (1995): Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersals, sea level, climate, and vicariance.— In: BERGGREN, W. A., KENT, D. V., AUBRY, M.-P. & HARDENBOL, J. (Hrsg.): Geochronology, time scales and global stratigraphic correlations: Unified temporal framework for an historical geology, SEPM Special Publication, **54**: 334-335; London (Geological Society).
- WOODLEY, N. E. (1989): Phylogeny and classification of the "Orthorrhaphous" Brachycera.— In: MCALPINE, J. F. & WOOD, D. M. (Hrsg.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 3, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph, **32**: 1371-1396; Quebec.
- WOOTTON, R. J. & BETTS, C. R. (1986): Homology and function in the wings of Heteroptera.— Systematic Entomology, **11**: 389-400; London.
- YEATES, D. K., MERRITT, D. J. & BAKER, C. H. (2002): The adult ventral nerve cord as a phylogenetic character in brachyceran Diptera.— Organisms Diversity & Evolution, **2** (2): 89-96; München.
- YEATES, D. K. & WIEGMANN, B. M. (1999): Congruence and controversy: towards a higher-level phylogeny of Diptera.— Annual Review of Entomology, **44**: 397-428; Palo Alto, Californien.
- YOSHIZAWA, K. & SAIGUSA, T. (2001): Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta: Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera).— Systematic Entomology, **26** (1): 1-13; Oxford.
- YOUNG, C.-W. (1987): A revision of the crane fly genus *Dicranoptycha* in North America.— The University of Kansas Science Bulletin, **53** (5): 215-274; Lawrence, Kansas.
- YOUNG, D. K. (2001): Cupedidae.— In: ARNETT, R. H., Jr. & THOMAS, M. C. (Hrsg.): American Beetles, **1**: 19-21; Gainesville, Florida (CRC Press).
- ZACHOS, J., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E. & BILLUPS, K. (2001): Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present.— Science, **292**: 686-693; Washington, D.C..
- ZEUNER, F. E. (1941): The Eocene insects of the Ardtun beds, Isle of Mull, Scotland.— Annals and Magazine of Natural History (series 11), **7**: 82-100; London.
- ZEUNER, F. E. & MANNING, F. J. (1976): A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea).— Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series, **27** (3): 149-268; London.
- ZHERIKHIN, V. V. (1992): Tertiary weevils (Insecta, Coleoptera: Curculionoidea), identified from the collections of the Senckenberg Museum.— Senckenbergiana lethaea, **72**: 169-178; Frankfurt am Main.
- (1995): A weevil of the tribe Curculionini (Insecta: Coleoptera, Curculionidae) from the Paleogene of Havighorst, Germany.— Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **78**: 145-148; Hamburg.
- ZHERIKHIN, V. V. & GRATSHEV, V. G. (1993): Obrieniidae, fam. nov., the oldest Mesozoic weevils (Coleoptera, Curculionoidea).— Paleontological Journal, **27** (1A): 50-69; Moskau.
- (1997): The Early Cretaceous weevils from Sierra del Montsec (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea).— Cretaceous Research, **18**: 625-632; London.
- ZIMMERMAN, E. C. (1991): Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea).— Tafelband (1-304), **V**: X + 633 S.; Melbourne (CSIRO).
- (1992): Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea).— Tafelband (305-632), **VI**: VIII + 707 S.; Melbourne (CSIRO).
- (1993): Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea). Nanophyidae, Rhynchophoridae, Erirhinidae, Curculionidae: Amycterinae.— **III**: X + 854 S.; Melbourne (CSIRO).
- (1994a): Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea). Orthoceri, Anthribidae to Attelabidae - the primitive weevils.— **I**: XXXII + 741 S.; Melbourne (CSIRO).
- (1994b): Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea). Brentidae, Eurhynchidae, Apionidae.— **II**: X + 755 S.; Melbourne (CSIRO).
- ZOMPRO, O. (2001): The Phasmatodea and *Raptophasma* n. gen., Orthoptera incertae sedis, in Baltic amber (Insecta: Orthoptera).— Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg, **85**: 229-261; Hamburg.
- ZWICK, P. (2000): Phylogenetic system and zoogeography of the Plecoptera.— Annual Review of Entomology, **45**: 709-746; Palo Alto.

Anhang A: Übersicht der einzelnen Buprestiden-“Gruppen“

Übersicht der einzelnen Buprestiden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten

Buprestidae indet.	Fossil-Länge (mm)	Fossil-Anzahl	Abbildung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 1“	~ 7	17	Taf. 9, Fig. d	Kleine Buprestidae mit schlankem, zylindrischen Habitus. Antennen an den Innenseiten gesägt. Pronotum trapezoidal im Umriss. Oberfläche mit kleinen, weitstehenden Grübchen besetzt. Elytren lang und schmal. Außenseite im letzten Drittel ein wenig eingeschnitten und glattrandig. Oberfläche mit längsverlaufenden Punktstreifen. Intervalle ohne jegliche Struktur. Färbung blaumetallisch	Der Gesamthabitus macht eine Zugehörigkeit zu den Buprestidae sehr wahrscheinlich. Vor allem die Struktur des Pronotum ist sehr charakteristisch und spricht für eine Zugehörigkeit zu den Gattungen <i>Polycesta</i> oder <i>Chalcophorella</i> . Es fehlen aber wichtige Merkmale der Ventralseite, die eine genaue Bestimmung zuließen
“Gruppe 2“	~ 16,8	8		Großwüchsige Buprestidae. Kopfvorderrand halbkreisförmig gerundet. Augen flach, rund und nahe der Kopfbasis sitzend. Pronotum etwa so lang wie breit. Seitenränder leicht gewölbt und oberflächlich mit feinen, sehr dicht stehend Gübchen besetzt. Elytren lang und mäßig breit. Der Seitenrand verläuft gerade und konvergiert im unteren Drittel. Es sind mindestens neun Punktstreifen erkennbar. Die Scutellarstreifen sind kurz. Die Zwischenräume sind bereichsweise mit feinen Rissen durchzogen, stellenweise auch glatt. Die Tibien ragen teilweise recht weit unter dem Körper hervor. Keine Strukturfarbenerhaltung	Die Merkmale, die lediglich von der Dorsalseite des Fossils vorliegen, erlauben bislang keine genauere Zuordnung dieser Gruppe zu rezenten Angehörigen der Buprestidae
“Gruppe 3“	~ 9,4	3		Kleinwüchsige Angehörige der Buprestidae. Gesamthabitus eher gedrungen. Pronotum nahezu quadratisch im Umriss. Der Seitenrand ist leicht ausgebuchtet, glatt und er konvergiert im unteren Drittel. Es sind mindestens elf Punktstreifen mit erhabenen Intervallen vorhanden. Die Oberfläche ist blaumetallisch gefärbt	Da zwei der drei vorliegenden Exemplare nur aus isolierten Elytren bestehen, ist eine genauere Bestimmung nicht möglich. Aufgrund der Oberflächenstruktur der Elytren scheint eine Zugehörigkeit zu den Buprestinae gerechtfertigt
“Gruppe 4“	~ 6,8	3	Taf. 9, Fig. e	Kleine Buprestidae, die von ihrer Oberflächen-Struktur sehr merkmalsarm sind. Der Kopf ragt recht weit unter dem Pronotum hervor. Die Augen liegen quer und nahe an der Kopfvorderseite, so dass die Schläfen sehr lang sind. Die Antennen inserieren direkt davor. Die Innseiten der Antennen sind unmerklich gesägt.	Obwohl die vorliegenden Exemplare vollständig erhalten sind, ist eine Bestimmung nicht möglich, da die Ventralseite nur wenige, zur Bestimmung notwendigen Merkmale zeigt. Habituell zeigen aber eine Viel-

Übersicht der einzelnen Buprestiden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Buprestidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 4“				Das Pronotum ist tarpezoidal im Umriss und ca. doppelt so breit wie lang. Das Scutellum ist sehr klein. Die Elytern waren ursprünglich mäßig bis stark gewölbt. Ihre Seitenränder verlaufen in den vorderen zwei Dritteln parallel. Im letzten Drittel konvergieren sie schnell. Der Apex läuft spitz zu. Die gesamte Dorsalseite ist mit sehr feinen, dichtstehenden Grübchen besetzt	zahl von Buprestiden gewisse Übereinstimmungen, so dass ein Zugehörigkeit zu dieser Familie sicher ist

Anhang B: Übersicht der einzelnen Elateriden-“Gruppen“

Übersicht der einzelnen Elateriden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten

Elateridae indet.	Fossil-Länge (mm)	Fossil-Anzahl	Abbildung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 1“	~ 3,24	25	Taf. 11, Fig. a	Kleine schlanke Elateridae. Pronotum breiter als lang. Hinterwinkel des Pronotums deutlich ausgezogen, ohne Dorsalkiel. Mäßig dicht punktiert. Flügeldecken schlank und ab der Mitte nach hinten schlanker werdend. Spitzen gerundet. Auf den Elytren neun Furchen mit vereinzelt Punkten erkennbar	Die wenigen zur Verfügung stehenden Merkmale lassen eine weitere Bestimmung nicht zu
“Gruppe 2“	~ 7,9	23	Taf. 11, Fig. b	Kleine Elateridae mit ähnlicher Körperzeichnung wie Gruppe 1, nur dass die Elytren geringer punktiert sind. Kopfvorderrand mit durchgehender Kante. Pronotum so lang wie breit, mit deutlicher Seitenkante, die sich cranial verengt. Hinterwinkel mäßig ausgezogen. Zentraler Bereich des Pronotums stark gewölbt	Die Gruppe zeigt habituelle Gemeinsamkeiten zu der von TRÖSTER (1994a) beschriebenen Gruppe 2. Da bei den Eckfelder Exemplaren der Bau des Meso- und Metathorax nicht erkennbar ist, erfolgt keine weitere Zuordnung
“Gruppe 3“	~ 4,7	2		Kleine Elateridae. Pronotum und Elytren auffällig punktiert. Elytren mit deutlichen Punkten in der Längsfurche. Pronotum auffallend breiter als lang, mit kaum ausgezogenen Hinterwinkeln. Flügeldecken nach zwei Drittel der Länge schlanker werdend und spitz zulaufend. Metacoxae am medianen Ende lang und zur Seite hin schnell kürzer werdend	Es fehlen wichtige Merkmale der Ventralseite, die eine genaue Bestimmung zuließen. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Elateriden-Gattungen
“Gruppe 4“	~ 5,4	2		Kleine Elateridae mit stark gewölbttem Pronotum. Vorderrand des Pronotums geringfügig eingebuchtet. Kopf und Pronotum tragen große Punkte. Flügeldecken mäßig schlank mit neun Längsstreifen. Furchen drei bis fünf vor der Spitze verschmolzen. Abdominalsternite mit lockerer Punktierung	Diese Gruppe unterscheidet sich von allen anderen durch die weitständige Punktierung des Pronotums und der Elytren. Damit ähnelt sie ein wenig den kleinwüchigen Arten der Gattung <i>Macropunctum</i> und <i>Agrypnus</i>
“Gruppe 5“	~ 8,3	13	Taf. 11, Fig. c	Kleine Elateridae mit durchgehender Vorderkante am Pronotum. Pronotum fast so lang wie breit mit deutlicher Seitenkante, die sich cranial verengt. Die Hinterwinkel sind spitz ausgezogen. Elytren schmal, bis zum letzten Drittel parallelseitig; Hinterende spitzwinklig endend. Neun Längsfurchen aus sehr kleinen unscheinbaren Gruben bestehend. Die dritte und vierte Furche verschmelzen apikal.	Bei dieser Gruppe zeigen sich deutliche Übereinstimmungen mit der Gattung <i>Corymbites</i>

Übersicht der einzelnen Elateriden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Elateridae indet.	Fossil-Länge (mm)	Fossil-Anzahl	Abbildung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 5“				Zentraler Bereich der Elytren etwas aufgeheilt. Mittelhüften dicht beieinander stehend	
“Gruppe 6“	~ 10,1	5	Taf. 11, Fig. d	Mittelgroße Elateridae mit unregelmäßiger Punktierung auf dem Pronotum und den Elytren. Dorsale Kopfplatte nach vorne ausgezogen und mit gerader Kante versehen. Vorderrand des Pronotum nicht eingebuchtet. Die Seiten sind nahezu parallel verlaufend, mit deutlich lateraler Kante. Hinterwinkel spitz, mit einem Dorsalkiel. Flügeldecken schlank und Punktierung nicht in Reihen angeordnet	Die Merkmale, die lediglich von der Ventralseite des Fossils vorliegen, erlauben bislang keine genauere Zuordnung dieser Gruppe zu rezenten Angehörigen der Elateridae
“Gruppe 7“	~ 14,2	3		Mittelgroße Elateridae. Kopfkapsel bildet eine einheitliche Platte, mit parallelen Kanten. Das Pronotum ist länger als breit. Seitenkanten parallel. Vorderrand leicht eingebuchtet. Die Hinterwinkel sind spitz ausgezogen, mit Dorsalkiel. Die Flügeldecken sind lang und schmal. Die Oberfläche ist mit neun schwach erkennbaren Längsfurchen überzogen	Vom Habitus, speziell der Merkmale des Pronotum und der Kopfkapsel, ergeben sich gewisse Übereinstimmungen mit der <i>Melanotus</i> -Gruppe (siehe auch bei TRÖSTER 1994a: 47)
“Gruppe 8“	~ 15,5	1		Mittelgroßer bis großer Elateridae, der ähnliche Merkmale wie die “Gruppe 7“ zeigt, aber etwas in der Punktierung der Elytren abweicht. Hier sind die Längsfurchen mit deutlichen Gruben besetzt. Metasternit grenzt an die Mesocoxalhöhlen, die dicht zusammen liegen. Metasternit durch eine deutliche Quernaht zweigeteilt. Mesocoxalhöhlen an ihrem Rand deutlich wulstartig verstärkt	siehe bei Bemerkungen zu “Gruppe 7“
“Gruppe 9“	~ 12,0	2	Taf. 11, Fig. e	Mittelgroße Elateridae. Kopf und Pronotum gleichmäßig dicht gepunktet. Flügeldecken mit deutlichen Punkten in den Längsfurchen. Gruben mit kurzen Härchen besetzt, die am Gegendruck zu sehen sind. Pronotum nur geringfügig länger als breit. Vorderrand des Pronotums nur wenig eingebuchtet. Hinterrand deutlich zweifach sigmoidal geschwungen. Hinterecken ausgezogen. Die Furchen drei und vier laufen kurz vor der Elytrenspitze zusammen. Alle anderen enden in die neunte Furche. Abdominalsternite mit dichtstehenden kleinen	Die Gruppe zeigt große habituelle Gemeinsamkeiten zu der von TRÖSTER (1994a) beschriebenen Gruppe 3, so dass eine mögliche Konspeziation angenommen werden kann. TRÖSTER (1994a) hat für die Gruppe aus der Grube Messel eine mögliche Zugehörigkeit zu Gattung <i>Melanotus</i> angegeben

Übersicht der einzelnen Elateriden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Elateridae indet.	Fossil-Länge (mm)	Fossil-Anzahl	Abbildung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 9“				Gruben besetzt	
“Gruppe 10“	~ 18,9	4		Große Elateridae mit geringer Punktierung der Elytren. Kopf nach vorne getreckt und Oberseite eine einheitliche Platte bildend. Distalen Antennenglieder von ungefähr gleicher Größe. Pronotum und Kopf dichter mit Gruben besetzt als die Elytren. Pronotum mit Seitenkante. Vorderkante leicht gerundet und Hinterecken mäßig ausgezogen. Prosternum nach vorn unter die Kopfkapsel erweitert. Prosternalfortsatz lang und kräftig. Mesocoxen dicht beieinander liegend. Metasternit mit Wulst am Hinterrand der Mesocoxalhöhle	Aufgrund der Größe von nahezu 19 mm und habitueller Übereinstimmungen in der Punktierung des Pronotums und der Elytren, scheint hier eine Zugehörigkeit zur <i>Athous</i> -Gruppe als gerechtfertigt
“Gruppe 11“	~ 9,45	13		Kleine bis mittelgroße Elateridae mit auffälliger Punktierung der Elytren. Kopf nach vorne gerichtet und seine Oberseite wird von einer trapezoidalen Platte eingenommen. Pronotum vorne schmaler als hinten. Seitenkanten leicht konvex geschwungen. Pronotum im zentralen Bereich gewölbt. Flügeldecken schlank und ab der Mitte nach hinten gleichmäßig schmaler werdend. Grubendurchmesser in den Furchen zur Elytrenspitze kontinuierlich abnehmend	Habituelle Übereinstimmungen zeigen sich bei dieser Gruppe vor allem bei denen von TRÖSTER (1994a) beschriebenen Gruppen 1 und 2, die er in die Verwandtschaft der Gattungen <i>Athous</i> und <i>Corymbites</i> stellte
“Gruppe 12“	~ 14,4	3		Mittelgroße Elateridae. Kopfvorderrand mit durchgehender Kante. Antennen kräftig. Pronotumvorderrand leicht eingebuchtet. Seitenkanten in der Mitte leicht ausgebuchtet. Hinterwinkel mäßig ausgezogen. Gesamtes Pronotum ein wenig gewölbt. Scutellum schmalschildförmig. Elytern mäßig schlamk mit neun Längsfurchen	Es fehlen wichtige Merkmale der Ventralseite, die eine genaue Bestimmung zuließen. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Elateriden-Gattungen
“Gruppe 13“	~ 5,4	3	Taf. 11, Fig. f	Kleine Elateridae mit auffälliger Elytrenfärbung und geringer Punktierung der Flügeldecken. Kopfvorderrand mit durchgehender Kante. Antennen schmal. Pronotum ungefähr so lang wie breit. Seitenkanten nahezu parallel. Hinterwinkel spitz ausgezogen und hell gefärbt. Die Flügeldecken sind schmal und bis zum letzten Drittel parallelseitig. Hinterenden gerundet. Elytren in der Mitte jeweils mit	Diese Gruppe ist sehr auffällig und durch ihre Flügelgefärbung sehr gut von den anderen Gruppen zu unterscheiden. Eine ähnliche Färbung findet sich bei <i>Gambrius vittatus</i> , jedoch ist das Pronotum habituell unterschiedlich. Gefärbte Hinterwinkel und ein ähnlich gebautes Pronotum findet sich bei Ange-

Übersicht der einzelnen Elateriden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Elateridae indet.	Fossil-Länge (mm)	Fossil-Anzahl	Abbildung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 13“				einem hellen Streifen, der in Richtung der Längsfurchen verläuft. Neun schmale Längsfurchen erkennbar	hören der Gattung <i>Melanoxanthus</i>
“Gruppe 14“	~ 9,9	3	Taf. 11, Fig. g	Kleine Elateridae. Kopf nach vorn gerichtet. Antennen kräftig und zwischen dem vierten und fünften Glied gezähnt. Pronotumvorderrand leicht eingebuchtet. Hinterrand mäßig sigmoidal geschwungen. Pronotum deutlich breiter als lang. Flügeldecken mit kleinen weitstehenden Punkten, die nicht in Reihen angeordnet sind	Es zeigen sich hier große habituelle Übereinstimmungen zu der von TRÖSTER (1994a) beschriebenen Gruppe 5. Jedoch sind die Eckfelder Exemplare etwas kleiner
“Gruppe 15“	~ 12,15	3		Mittelgroße Elateridae mit dichtstehender Punktierung auf den Abdominalsterniten. Metasternit grenzt an die Mesocoxalhöhlen, die dicht zusammen liegen. Metasternit durch eine deutliche Quernaht zweigeteilt. Mesocoxalhöhlen an ihrem Rand deutlich wulstartig verstärkt. Metacoxae schmal, langgestreckt und dicht punktiert. Längsfurchen der Elytren deutlich von der Elytreninnenseite erkennbar	Aufgrund der Punktierung des Abdomens kann eine Zugehörigkeit zur Gattung <i>Agrypnus</i> oder <i>Macropunctum</i> nicht ausgeschlossen werden
“Gruppe 16“	~ 14,2	3		Mittelgroße Elateridae. Kopf und Pronotum gleichmäßig dicht gepunktet. Längsfurchen-Zwischenraum mit auffälliger Runzelung. Gruben auf den Elytren relativ klein. Pronotum etwas breiter als lang. Vorderrand gerade und Hinterrand leicht konvex gebogen. Flügeldecken schlank	Es zeigen sich hier große habituelle Übereinstimmungen zu der von TRÖSTER (1994a) beschriebenen Gruppe 3, die er zur Gattung <i>Melanotus</i> stellte

Anhang C: Übersicht der einzelnen Chrysomeliden-“Gruppen“

Übersicht der einzelnen Chrysomeliden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten

Chrysomelidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 1“	~ 3,4	4		Kleine Chrysomelidae, die im Vergleich zu ihrer Körperlänge lange Antennen und Extremitäten haben. Kopf unter dem Pronotum zurückgezogen. Pronotum kegelförmig mit stark gerundetem Vorderrand. Elytren basal etwas breiter als das Pronotum und oberflächlich mit deutlichem Punkstreifenmuster. Femora distal verdickt. Tibien schlank	Die wenigen zur Verfügung stehenden Merkmale lassen eine weitere Bestimmung nicht zu. Lediglich die langen Antennen könnten auf die Unter-Familie Orsodacninae hinweisen
“Gruppe 2“	~ 2,3	15	Taf. 14, Fig. a	Kleinwüchsige Chrysomelidae, die keinerlei Strukturfarben oder Oberflächenskulptur zeigen. Der Kopf ist ganz unter dem Pronotum zurückgezogen. Das Pronotum ist breiter als lang. Der Vorderrand ist nahezu gerade verlaufend. Der Hinterrand ist deutlich konvex gebogen. Das Scutellum ist sehr klein. Die Elytren sind breit. Der Apex ist gerundet. Die Meso- und Metacoxae sind deutlich getrennt, liegen quer und sind oval im Umriss. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen	Die Merkmale, die lediglich von der Dorsalseite des Fossils vorliegen, erlauben bislang keine genauere Zuordnung dieser Gruppe zu rezenten Angehörigen der Chrysomelidae
“Gruppe 3“	~ 6,5	9		Mittelgroße Chrysomelidae, die auffallend gefärbt sind. Pronotum und Elytren mit Oberflächen-Skulptur aus unregelmäßig angeordneten Grübchen. Der Gesamthabitus ist gedrungen-oval. Der Kopf ragt nur wenig über das Pronotum hinaus. Das Pronotum ist deutlich breiter als lang. Vorder- und Hinterrand verlaufen gerade. Kopf und Pronotum sind eindeutig hellrot-metallisch gefärbt. Die Elytren sind breit und der Apex der Flügeldecken läuft spitz zu. Sie sind gelblich-grün-metallisch gefärbt. Die Extremitäten sind grün-metallisch gefärbt. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen, von denen die Sternite 2-4 deutlich kürzer als die Sternite 1 und 5 sind.	Habituell erinnern die vorliegenden Exemplare an Angehörige der Chrysomelinae . Jedoch können sie aufgrund fehlender Merkmale der Ventralseite keiner rezenten Gattung zugeordnet werden
“Gruppe 4“	~ 3,8	8	Taf. 14, Fig. b	Kleinwüchsige Chrysomelidae, die vor allem durch ihre Färbung auffallen. Das Pronotum ist grün-metallisch gefärbt. Die Elytren hingegen sind zentral orange bis rot gefärbt. Zum Rand hin geht die Färbung dann	Es fehlen wichtige Merkmale der Ventralseite, die eine genaue Bestimmung zuließen. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Chrysomeliden-Gat-

Übersicht der einzelnen Chrysomeliden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Chrysomelidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 4“				in ein kräftiges rot über. Das Pronotum ist kegelförmig im Umriss und frontal breit gerundet. Der Apex ist leicht gerundet. Die Oberflächen-Skulptur besteht aus mehreren Reihen, die aus unregelmäßigen Erhebungen bestehen. Die Meso- und Metacoxae sind deutlich getrennt, liegen quer und sind oval im Umriss. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen	tungen
“Gruppe 5“	~ 4,05	2		Kleine Chrysomelidae. Der Gesamthabitus ist länglich-oval. Der Kopf ragt über das Pronotum hinaus. Das Pronotum ist breiter als lang. Die Seiten sind fast parallel und der Vorderrand ist im Kopfbereich eingebuchtet. Die Vorderecken sind deutlich vorgezogen. Das Scutellum ist dreieckig im Umriss. Die Elytren sind schlank. Die Spitzen sind gerundet. Die Oberfläche ist mit feinen, kleinen Härchen besetzt. Die Meso- und Metacoxae sind deutlich getrennt, liegen quer und sind oval im Umriss. Am Abdomen sind fünf Sternite zu erkennen, von denen die Sternite 2-4 deutlich kürzer sind als die Sternite 1 und 5. Das erste Abdominalsternit ist ungefähr so lang wie das Metasternum. Die Femora sind insgesamt stark verdickt. Die Tibien sind schlank und zeigen keine Auffälligkeiten	Habituell erinnern die beiden vorliegenden Exemplare an die unter <i>Sagrinae</i> gen. et sp. indet. 1 beschriebenen Fossilien. Jedoch sind bei ihnen die Elytren mit feinen Härchen besetzt, weshalb sie erstmalig in offener Nomenklatur geführt werden. Zumindest so lange, bis weitere Funde vorliegen
“Gruppe 6“	~ 4,8	1	Taf. 14, Fig. c	Kleine Chrysomelidae. Pronotum und Elytren sind auffällig skulptiert. Das Pronotum ist kegelförmig im Umriss und frontal breit gerundet. Die Elytren sind breit und die Seitenränder verlaufen parallel. Der Apex ist leicht gerundet. Die Oberflächen-Skulptur besteht aus mehreren Reihen, die sich aus unregelmäßigen Erhebungen zusammensetzen. Die Femora sind glatt und im apikalen Bereich verdickt. Zentral sind sie auffallend grün-metallisch gefärbt	Die Merkmale, die lediglich von der Dorsalseite des Fossils vorliegen, erlauben bislang keine genauere Zuordnung dieser Gruppe zu rezenten Angehörigen der Chrysomelidae
“Gruppe 7“	~ 3,5	4	Taf. 14, Fig. d	Kleine Chrysomelidae, mit unregelmäßigen Erhebungen auf dem Pronotum und den Elytren. Pronotum kegelförmig- bis trapezförmig und frontal breit gerundet. Scutellum länglich.	Die wenigen zur Verfügung stehenden Merkmale lassen eine weitere Bestimmung nicht zu. Habituell zeigen die vorliegenden Exemplare

Übersicht der einzelnen Chrysomeliden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Chrysomelidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 7“				Elytren an der Basis etwas breiter als das Pronotum. Schultern leicht gerundet. Die Seitenkanten verlaufen über zwei Drittel der Elytrenlänge parallel, verschmälern sie sich dann und enden in einer gerundeten Spitze. Randlich sind Reste der ursprünglich kräftigen Strukturfarben erhalten	aber Übereinstimmungen mit Angehörige der Clytrinae . Dies wird vor allem durch die Oberflächen-Struktur und die Form des Scutellums unterstützt

Anhang D: Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 1“	~ 4,2	212		Kleine Curculionidae mit einem gedrunenen Habitus. Rüssel bei allen Exemplaren länger als Kopf und Pronotum. Ferner ist er dünn und leicht gekrümmt. Pronotum fein gepunktet. Antennen setzen sehr weit distal am Rostrum an. Scapus kann lateral am Rostrum in eine Furche gelegt werden. Elytren mit weit auseinanderliegenden Punktreihen, die unterschiedliche Größen haben. Die Femora sind distal verdickt, aber alle haben ungefähr die gleiche Länge. Tibien gelängt und schlank	Es fehlen wichtige Merkmale der Ventralseite, die eine genaue Bestimmung zuließen. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa. Innerhalb der Curculionidae zeigen sich aber vor allem Übereinstimmungen mit Angehörigen der Mylotinae
“Gruppe 2“	~ 5,8	103	Taf. 15, Fig. a	Mittelgroße Curculionidae, die im Vergleich zu den meisten Rüsselkäfer-Fossilien, dorsoventral eingebettet sind. Der Rüssel ist stark verlängert und sehr schmal. Das Pronotum verjüngt sich leicht in craniale Richtung. Die Seitenränder sind konvex ausgezogen. Oberflächlich ist es mit feinen Grübchen besetzt. Die Elytren verjüngen sich distal, aber lassen das Pygidium nicht frei. Oberflächlich sind bis zu 10 Elytrenstreifen erkennbar. Die Femora sind gelängt und im letzten Drittel blasig verbreitert. Die Tibien sind schlank und gelängt	Die Gruppe zeigt große habituelle Übereinstimmungen mit Angehörigen der Curculioninae , speziell der Gattung <i>Curculio</i> Linnaeus. Aber auch innerhalb der Cryptorhynchinae und Mylotinae gibt es Gattungen, die habituelle Übereinstimmungen zeigen (vgl. ZIMMERMAN 1992)
“Gruppe 3“	~ 1,7	85		Sehr kleine Curculionidae. Rüssel mäßig lang und am Ende ein wenig verdickt. Kopf deutlich sichtbar. Augen im Verhältnis zum restlichen Körper recht groß. Pronotum mit feinen Grübchen skulptiert. Elytren mit mehreren Punktreihen. Im zentralen Bereich sind die Elytren bronzefarben schillernd. Die Extremitäten zeigen keinerlei auffällige Strukturen	Es fehlen wichtige Merkmale der Ventral- und Dorsalseite, die eine genaue Bestimmung zuließen. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa. Da innerhalb der Curculionidae der Sexualdimorphismus zwischen den Geschlechtern sehr stark ausgebildet ist, könnte es sich hier vornehmlich um Männchen handeln, da diese sehr oft kleiner als die Weibchen sind
“Gruppe 4“	~ 7,8	17	Taf. 15, Fig. b	Große Curculionidae, bei denen die Elytren das Abdomen nicht ganz bedecken. Der Rüssel ist gelängt und gleichbleibend breit.	Vom Habitus, speziell der Merkmale der Elytren und des Rüssels ergeben sich

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 4“				Der Scapus kann lateral am Rost- rum in eine Furche gelegt wer- den. Kopf relativ klein. Pronotum in lateraler Ansicht kastenförmig und mit grober Skulptur. Die Eyltren sind ebenfalls mit einer grobe Skulptur versehen. Ver- einzelt sind Reste der ehemaligen Punkstreifen sichtbar. Das Abdomen wird nicht vollständig von den Elytren bedeckt. Die Extremitäten sind gelängt. Die Femora sind distal etwas verbrei- tert und distal gezähnt	gewisse Übereinstim- mungen mit Angehö- rigen einiger Taxa der Curculioninae . Eine genauere Bestim- mung kann aber nicht erfolgen
“Gruppe 5“	~ 4,3	73		Kleine Curculionidae, bei denen die Elytren 10 deutliche Punkt- streifen tragen. Rüssel länger als Kopf und Pronotum. Fühler kön- nen in kurze Furche mit deutli- chem Außenrand eingelegt werden. Antennen inserieren mit- tig am Rüssel. Kopf klein. Prono- tum mit kleinen Grübchen besetzt. Elytren bedecken das ganze Abdomen. Punkstreifen deutlich erkennbar. Einzelnen Vertiefungen der Punktreihen deutlich voneinander getrennt. Die Femora sind distal etwas ver- dickt	Eine genaue Bestim- mung ist nicht mög- lich. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Viel- zahl von Curculioni- den-Taxa. Da aber die Vielzahl rezenter Rüs- selkäfer so groß ist, kann auch keine wei- tere systematische Bestimmung erfolgen
“Gruppe 6“	~ 10,8	32		Große, langgestreckte Curculio- nidae, mit relativ kurzem Rüssel, der distal verbreitert zu sein scheint. Kopf, Pronotum und Ely- tren sind grob punktiert. Die Ely- tren sind zylindrisch im Umriss. Die Femora sind distal leicht ver- dickt. Die Tibien sind gelängt	Die Merkmale, die lediglich von der Lateral-Ansicht der Fossilien vorliegen, erlauben bislang keine genauere Zuordnung dieser Gruppe zu rezenten Angehöri- gen der Curculion- oidea
“Gruppe 7“	~ 5,8	51	Taf. 15, Fig. c	Mittelgroße Curculionidae, deren Kopf, das Pronotum und die Ely- tren mit feinen Schüppchen bedeckt sind. Der Rüssel ist mäßig lang und gleichbleibend dick. Der Kopf ist relativ klein. Die Augen liegen sehr weit basal am Kopf. Sie sind groß und rund- lich im Umriss. Die Antennen sit- zen weit hinten am Rüssel an. Die letzten drei Endglieder sind zu einer Keule verdickt. Das Pro- notum verjüngt sich cranial. Die Elytren bedecken das ganze Abdomen. Oberflächlich zeigen sie eine unregelmäßige Struktur. Die Femora sind distal leicht ver- dickt und schwach bezahnt. Die Tibien sind an den Außenseiten mit feinen Härchen besetzt. Die 4	Auch hier liegen nur Exemplare in Late- rale-Ansicht vor und die Erhaltung ist all- gemein auch nicht recht gut, so dass keine weitere syste- matische Zuordnung erfolgen kann. Habit- uell entspricht diese Gruppe einer Viel- zahl von Curculioni- den-Taxa

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 7“				Tasalglieder sind sehr einheitlich gebaut und die Krallen sind einfach	
“Gruppe 8“	~ 3,6	46		Kleine Curculionidae, die den Exemplaren der “Gruppe 1“ sehr ähnlich sehen, sich aber in der Rüssellänge und der Form des Pronotum unterscheiden. Der Gesamthabitus ist zylindrisch. Der Rüssel ist ca. so lang wie das Pronotum. Der Kopf ist klein. Das Pronotum ist in lateraler Ansicht kastenförmig. Oberflächlich zeigt es eine auffallende Skulptur, die aus großen, kreisrunden und regelmäßig angeordneten Grübchen und Erhebungen besteht. Die Elytren sind langgestreckt und bedecken das gesamte Abdomen. Mehrere Punktstreifenreihen sind erkennbar. Die Extermitäten sind gelängt und die vorderen Femora sind distal verdickt und mit kleinen Zähnen besetzt	Eine so auffällige Ponotal-Oberfläche ist nur von wenigen Tribus innerhalb der Curculioninae bekannt (vgl. ZIMMERMAN 1992). Eine nähere Zuordnung kann nicht erfolgen, da hierfür wichtige Details der Antennen und Ventralseite fehlen
“Gruppe 9“	~ 5,5	15		Mittelgroße bis kleine Curculionidae, die eine sehr kompakte und gedrunken Körperform haben. Die Extremitäten sind unter dem Körper zusammengezogen. Die Femora aller drei Extremitätenpaare sind distal sehr stark verdickt und mit feinen Härchen überzogen. Der Rüssel ist kurz und breit. Die Antennen sind deutlich gekniet. Der Scapus ist verlängert. Die letzten Antennenglieder sind zu einer Keule verdickt. Das Pronotum ist mit feinen Grübchen besetzt. Die Elytren sind kurz, aber bedecken dennoch das gesamte Abdomen. Im basalen Drittel ist es stark gewölbt	Eine systematische Zuordnung kann hier nicht erfolgen. Aufgrund der geknieten Antennen ist es aber sehr wahrscheinlich, dass es sich bei den vorliegenden Exemplaren um Angehörige der Curculioninae handelt, da sonst bei keinen Taxa der Curculionoidea die Antennen gekniet sind (KUSCHEL 1995; MORIMOTO 1962)
“Gruppe 10“	~ 4,5	38		Kleine Curculionidae, die habituell mit denen der bei “Gruppe 2“ beschriebenen Taxa übereinstimmen, sich aber in ihrer Gesamtgröße, der Oberflächen-Skulptur von Pronotum und Elytren, von ihnen unterscheiden. Der Rüssel ist fast so lang wie die Elytren. Die Antennen sind deutlich gekniet und setzen mittig am Rüssel an. Das Pronotum verjüngt sich ein wenig cranial. Die Elytren sind an den Schultern unmerklich gerundet. Sie bedecken das gesamte Abdomen. Ein Punktstreifenmuster ist nur reli-	Aufgrund der Ähnlichkeiten zu “Gruppe 2“ kann eine Zugehörigkeit zu den Cryptorhynchinae oder den Curculioninae nicht ausgeschlossen werden. Eine endgültige Entscheidung kann nur bei besser erhaltenem Material getroffen werden

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 10“				tär zu erkennen. Die Femora sind basal sehr schlank und verdicken sich distal keulenförmig. Die Tibien sind eher schlank	
“Gruppe 11“	~ 9,5	14		Große Curculionidae, die sich vor allem durch eine sehr derbe Oberflächen-Skulptur der Elytren auszeichnen. Der Rüssel ist ca. 1,5-fach so lang wie das Pronotum. Die Fühler sind gekniet und am Ende keulig verdickt. Das Pronotum ist mit kleinen bis mittelgroßen Grübchen skulptiert. Die Elytren sind schlank und nahezu zylindrisch im Umriss. Zwischen den Längsrippen befinden sich große, ovale Grübchen. Die Femora sind distal verdickt. Die Tibien sind schlank. Ähnlich wie das Pronotum, so ist auch das Metasternum mit dichtstehenden Grübchen versehen	Aufgrund der geknietten Antennen ist eine Zugehörigkeit zu den Curculionidae sehr wahrscheinlich. Eine weitere taxonomische Einordnung kann momentan aber nicht erfolgen
“Gruppe 12“	~ 4,0	19	Taf. 15, Fig. d	Kleine Curculioniden, die habituell mit Angehörigen der Apioninae und anderen „plesiomorphen“ Rüsselkäfer-Familien übereinstimmen. Der Rüssel ist ca. so lang wie das Pronotum und der Kopf. Der Kopf ist klein und läuft konisch in einen kurzen und breiten Rüssel aus, der distal verdickt ist. Die Antennen setzen weit vorn am Rüssel an. Die mittleren Antennenglieder sind perlschnurartig aneinander gereiht. Die Letzten Glieder sind keulig verdickt. Die Augen sind im Verhältnis zum Kopf relativ groß. Die Elytren sind stark gewölbt. Es sind mehrere Punktstreifen erkennbar. Die Extremitäten zeigen keinerlei spezielle Ausprägung. Die Tibien sind etwas länger als die Femora. 4 Tarsalglieder sind zu erkennen. Die Krallen sind einfach	Aufgrund des Habitus und der Ausbildung der Antennen (nicht gekniet !), kann eine Zugehörigkeit zu den Curculionidae ausgeschlossen werden. Vielmehr könnte es sich hier um Angehörige der Attelabidae oder auch Apioninae handeln. Die Erhaltung lässt aber derzeit keine genauere Bestimmung zu
“Gruppe 13“	~ 3,8	3		Kleine, sehr kompakt gebaute Curculionidae, die sich vor allem wegen ihrer starken und kräftigen Behaarung von den bisherigen Fossilien unterscheiden. Der Rüssel ist nicht stark gelängt. Pronotum, Elytren, Metasternum und das restliche Abdomen sind stark behaart	Eine genaue Bestimmung ist nicht möglich. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa
“Gruppe 14“	~ 4,6	36		Kleine Curculionidae, deren Pronotum, Kopf und Rüssel mit auffällig großen Erhebungen versehen ist. Der Rüssel ist ca. so lang	Eine systematische Zuordnung kann hier nicht erfolgen. Rein habituell entspricht

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 14“				wie das Pronotum. Im basalen Drittel ist die Skulptur an deutlichsten. Fühler können in kurze Furche mit deutlichem Außenrand eingelegt werden. Elytren gewölbt. Deutliches Punktmuster sichtbar, wobei die einzelnen Gruben der Punktmuster relativ weit auseinander stehen. Die Femora sind distal verdickt	diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa
“Gruppe 15“	~ 4,6	22		Kleine Curculionidae, deren Rüssel sehr kurz und distal stark verbreitert ist. Insgesamt ist der Habitus eher gedrungen. Die Elytren sind leicht gewölbt. Die Femora sind stark gelängt und distal verdickt. Ähnlich wie die Femora, so sind auch die Tibien gelängt	Da die Antennen bei den vorliegenden Exemplaren nicht erhalten sind, kann nicht endgültig entschieden werden, ob es sich hier um Angehörige der Curculionidae handelt. Aufgrund des Rüssel-Habitus kann es sich auch um Angehörige anderer Familien der Curculionoidea handeln
“Gruppe 16“	~ 2,7	21	Taf. 15, Fig. e	Kleine Curculionidae, bei denen das Pronotum, Abdomen und auch die Femora stark gepunktet sind. Der Rüssel ist deutlich länger als das Pronotum. Die Elytren sind schlank und nur leicht gewölbt. Sie bedecken das ganze Abdomen. Oberflächlich sind mehrere Punktmuster zu erkennen, die von mehreren Erhöhungen unterbrochen werden. Die Femora sind gelängt und basal geringfügig verbreitert	Eine genaue Bestimmung ist nicht möglich. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa
“Gruppe 17“	~ 4,1	22	Taf. 15, Fig. f	Kleine Curculionidae, deren Rostrum extrem verlängert ist (ca. so lang wie der gesamte Käfer). Der Gesamthabitus ist eher gedrungen. Die Antennen setzen ca. nach einem Drittel der Rüssellänge an. Fühler können in kurze Furche mit deutlichem Außenrand eingelegt werden. Die nachfolgenden Antennenglieder sind schmal und uniform. Die letzten drei Endglieder sind zu einer spindelförmigen Keule ausgebildet. Das Pronotum ist in lateraler Ansicht eher kastenförmig. In Dorsal-Ansicht ist es breiter als lang. Die Elytren sind schmal und apikal abgerundet. Oberflächlich sind mehrere Punktmuster zu erkennen. In lateraler Lage sind vom Thorax Teile des Metasternum und des	Aufgrund des stark gelängten Rüssels und der geknierten Antennen, ist eine Zugehörigkeit zu den Curculionidae sehr wahrscheinlich. Vermutlich handelt es sich hier um Angehörige der Gattung <i>Curculio</i> LINNAEUS

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 17“				Abdomen zu erkennen. Das Abdomen reicht nicht über die Flügeldecken hinaus. Die Femora sind deutlich gelängt und verbreitern sich distal. Die Tibien sind schmal und ebenfalls gelängt. Das erste Tarsalglied ist ca. 1,5-fach so lang wie die beiden nachfolgenden. Die Klauen sind einfach	
“Gruppe 18“	~ 7,0	8		Große, sehr kompakt gebaute Curculionidae, die habituell sehr wenig Merkmale zeigen. Das Pronotum verjüngt sich cranial. Die Vorderkante ist stumpf gerundet. Die Schulter der Elytren sind leicht gerundet. Im distalen Drittel verjüngen sich die Elytren deutlich. Oberflächlich sind sie mit einem groben Punktstreifen-Muster skulptiert. Die Femora sind distal verbreitert	Eine genaue Bestimmung lassen die Fossilien derzeit nicht zu. Sie zeigen aber große habituelle Übereinstimmungen mit Exemplaren aus der Grube Messel (z.B. MeI 12, 32, 17). Hierbei könnte es sich um Angehörige der Molytinae handeln
“Gruppe 19“	~ 2,9	21		Kleine Curculionidae, die habituell den Fossilien von “Gruppe 18“ sehr ähnlich sind, sich aber in der Punktierung des Pronotums und der vorderen Femora und der Gesamtgröße deutlich unterscheiden. Die Elytren zeigen keinerlei Punktstreifenmuster	Eine genaue Bestimmung ist nicht möglich. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa
“Gruppe 20“	~ 2,7	5		Kleine Curculionidae. Rüssel nur so lang wie Pronotum, kräftig, massiv und distal verbreitert. Gesamthabitus zylindrisch. Elytren mit Reihen länglicher Punkte (distal kleiner werdend). Zwischenräume grob gekörnt, kaum breiter als die Punktstreifen	Eine genaue Bestimmung ist nicht möglich. Rein habituell entspricht diese Gruppe einer Vielzahl von Curculioniden-Taxa
“Gruppe 21“	~ 4,9	23		Kleine Curculionidae, bei denen, wie den Exemplaren von “Gruppe 16“ der Kopf, das Pronotum und das Abdomen intensiv gepunktet sind. Der Rüssel überragt in rückwertiger Lage das Pronotum. Die Antennen setzen im letzten Drittel des Rüssels an. Die Fühler sind deutlich gekniet und der Scapus ist ca. so lang wie die restlichen Antennenglieder. Die Endglieder sind keulig verdickt. Die Femora sind distal verdickt. An den Innenseiten tragen sie einen deutlich ausgebildeten, dreieckigen Zahn	Aufgrund der geknieten Antennen ist eine Zugehörigkeit zu den Curculionidae sehr wahrscheinlich. Eine weitere taxonomische Einordnung kann momentan aber nicht erfolgen
“Gruppe 22“		12		Curculionidae unterschiedlicher Größe, deren Elytren im zentralen Bereich auffallend bronzefarben gefärbt sind. Die Rüssel sind bei den meisten Exemplaren eher kurz und distal verdickt	Bei den vorliegenden Fossilien handelt es sich vermutlich um unterschiedliche Taxa. Ob die bronzefarbene Färbung der Elytren taphonomische Gründe hat oder ob es sich hier um tatsäch-

Übersicht der einzelnen Curculioniden-“Gruppen“ aus dem Eckfelder Maar, die bislang nicht eindeutig einem rezenten Taxon zugeordnet werden konnten (Forts.)

Curculionidae indet.	Fossil- Länge (mm)	Fossil- Anzahl	Abbil- dung	Beschreibung	Bemerkungen
“Gruppe 22“					liche Farbmuster handelt, kann derzeit nicht entschieden werden
“Gruppe 23“	~ 14,2	2		Große Curculionidae. Der Rüssel ist sehr kurz und distal stark verbreitert und etwas länger als der Kopf. Das Pronotum verjüngt sich cranial. Die Seitenränder sind stark konvex gebogen. Die Elytren sind mit feinen Härchen besetzt. Die Seitenkanten verlaufen gerade. Der Apex ist rund	Habituell erinnern die vorliegenden Exemplare an Angehörige der Otiorhynchinae oder Brachyderinae

Anhang E: Insekten-Faunenliste „Eckfelder Maar“

Bislang veröffentlichte Arbeiten über die Eckfelder Insekten-Taphozönose: LUTZ (1988, 1993a, b, c); TRÖSTER (1992a, 1993b); WAPPLER (2002), WAPPLER & ENGEL (im Druck), WAPPLER & ANDERSEN (submitt.).

Odonata (Dragonflies)

Zygoptera (Damselflies)

Euarchistigma? superstes WAPPLER n. sp.
Lestinoidea gen. et sp. indet.

Anisoptera

Gomphaeschnidae gen. et sp. indet.

Plecoptera (Stoneflies) ?

Arctoperlaria

Plecoptera gen. et sp. indet.

Dermaptera (Earwigs)

Forficulina

Forficulina gen. et sp. indet.

Blattaria (Cockroaches)

Blattidae

Blattidae gen. et sp. indet.

Batellidae

Blatellidae gen. et sp. indet. 1
Blatellidae gen. et sp. indet. 2

Blaberidae

Blaberidae gen. et sp. indet.
Blattaria gen. et sp. indet.

Isoptera (Termites)

Mastotermitidae

Mastotermes sp. indet.

Orthoptera (Grasshoppers)

diverse schlecht erhaltene Funde

Phthiraptera (Lice)

Amblycera (Chewing Lice)

Phthiraptera gen. et sp. indet.

Hemiptera (Bugs, leafhoppers, cicads, aphids, scale insects etc.)

Auchenorrhyncha (Cicads and Hoppers)

Cicadoidea (Cicadas)
Tettigarctidae gen. et sp. indet.

Cercopoidea (Spittlebugs)

Cercopoidea gen. et sp. indet. 1
Cercopoidea gen. et sp. indet. 2
Cercopoidea gen. et sp. indet. 3

Membracoidea (Treehoppers)

Membracoidea gen. et sp. indet.

Fulgoridae (Fulgorid Planthoppers)

Lycorma sp. indet.
Fulgoridae gen. et sp. indet.

Ricaniidae

Ricaniidae gen. et sp. indet. 1
Ricaniidae gen. et sp. indet. 2

Heteroptera (Bugs)

Gerridae (Water Striders)

Gerris sp. indet. (Nympha)
Gerridae gen. et sp. indet.

Aradidae (Flat or Fungus Bugs)

Aradidae gen. et sp. indet.

Lygaeidae (Seed Bugs)

Lygaeidae gen. et sp. indet. 1
Lygaeidae gen. et sp. indet. 2
Lygaeidae gen. et sp. indet. 3

Cydnidae (Burrower Bugs)

Cydnidae gen. et sp. indet. 1
Cydnidae gen. et sp. indet. 2
Cydnidae gen. et sp. indet. 3
Cydnidae gen. et sp. indet. 4

Acanthosomatidae ?

Acanthosomatidae gen. et sp. indet.

Pentatomidae (Stink Bugs)

Pentatomidae gen. et sp. indet. 1
Pentatomidae gen. et sp. indet. 2
Pentatomidae gen. et sp. indet. 3

Coleoptera (Beetles)

Archostemata

Cupedidae (Reticulated Beetles)

Tenomerga? eckfeldense TRÖSTER, 1993
Cupedidae gen. et sp. indet. 1
Cupedidae gen. et sp. indet. 2

Adephaga

Carabidae (Ground Beetles)

Carabidae gen. et sp. indet. 1
Carabidae gen. et sp. indet. 2
Carabidae gen. et sp. indet. 3

Paussinae

† *Pleuarthropterus (Balticarthropterus)? nonsucineus* WAPPLER n. sp.

Dytiscidae (Predaceous Diving Beetles) ?

Polyphaga

Staphylinidae (Rove Beetles)

Staphylinidae gen. et sp. indet.

Pselaphinae (Short-winged Mold Beetles)

Pselaphinae gen. et sp. indet.

Lucanidae (Stag Beetles)

Lucanidae gen. et sp. indet.

Geotrupidae (Earth-boring Dung Beetles)

Scarabaeidae (Scarab Beetles)

Aclopininae

- Aphodiinae
 - Aphodiinae gen. et sp. indet. 1
 - Aphodiinae gen. et sp. indet. 2
 - Aphodiinae gen. et sp. indet. 3
- Scarabaeinae
- Melolonthinae
 - Melolonthinae gen. et sp. indet.
- Rutelinae
 - Rutelinae gen. et sp. indet.
- Cetoniinae
 - Scarabaeoidea gen. et sp. indet.
- Buprestidae (Metallic Wood-boring Beetles)
 - Julodinae
 - Julodinae gen. et sp. indet.
 - Buprestinae
 - Buprestinae gen. et sp. indet. 1
 - Buprestinae gen. et sp. indet. 2
 - Buprestinae gen. et sp. indet. 3
 - Buprestinae gen. et sp. indet. 4
 - Buprestis sp. indet.
 - Agrilinae
 - Agrilinae? gen. et sp. indet. 1
 - Agrilinae? gen. et sp. indet. 2
 - Coroebini gen. et sp. indet. 1
 - Coroebini gen. et sp. indet. 2
 - Coroebini gen. et sp. indet. 3
 - Coroebini gen. et sp. indet. 4
 - Coroebini gen. et sp. indet. 5
- Eucnemidae (False Click Beetles)
 - Eucnemidae gen. et sp. indet.
- Throscidae (Throscid Beetles)
 - Throscidae gen. et sp. indet.
- Elateridae (Click Beetles)
 - Pyrophorinae
 - † *Macropunctum densipunctum* n. sp.
 - † *Macropunctum eckfeldi* TRÖSTER, 1992
 - † *Macropunctum "messelense-Gruppe"*
 - † *Macropunctum "meunieri-Gruppe"*
 - † *Macropunctum "eocaenicum-Gruppe"*
 - † *Macropunctum "rebugense-Gruppe"*
 - † *Macropunctum "senckenbergi-Gruppe"*
 - † *Macropunctum "angulosum-Gruppe"*
 - Agrypnus* sp. indet. 1
 - Agrypnus* sp. indet. 2
 - Agrypnus* sp. indet. 3
 - Agrypnus* sp. indet. 4
 - Agrypnus* sp. indet. 5
 - Agrypnus* sp. indet. 6
 - Lacon* ? sp. indet.
 - Lanelater nicoleae* n. sp.
 - Athoinae
 - Athous* ? sp. indet.
- Lycidae (Net-winged Beetles)
 - Lycidae gen. et sp. indet.

Dermestidae (Dermestid Beetles)

Attagenus ? sp. indet.

Cleridae (Checkered Beetles)

Coccinellidae (Ladybird Beetles)

Coccinellidae gen. et sp. indet.

Tenebrionidae (Darkling Beetles)

Tenebrionidae gen. et sp. indet.

Cerambycidae (Long-horned Beetles)

Cerambycidae gen. et sp. indet. 1

Cerambycidae gen. et sp. indet. 2

Cerambycidae incertae sedis

Chrysomelidae (Leaf Beetles)

Sagrinae

Sagrinae gen. et sp. indet.

Eosagra sp. indet.

Donaciinae (Long-horned Leaf Beetles)

Donaciinae gen. et sp. indet.

Lamprosonatinae

Lamprosonatinae gen. et sp. indet.

Chrysomelinae (Broad-bodied Leaf Beetles)

Chrysomelinae gen. et sp. indet.

Alticinae (Flea Beetles)

Alticinae gen. et sp. indet.

Hispininae (Leaf-mining Leaf Beetles)

Hispininae gen. et sp. indet.

Cassidinae (Tortoise Beetles)

Cassidinae gen. et sp. indet.

Brentidae (Primitive Weevils)

Brentidae gen. et sp. indet. 1

Brentidae gen. et sp. indet. 2

Brentidae gen. et sp. indet. 3

Brentidae gen. et sp. indet. 4

Curculionidae (Snout Beetles)

Curculionidae gen. et sp. indet.

Hymenoptera (Ants, wasps, bees, etc.)

Aculeata

Chrysodoidea

Chrysodoidea indet.

Apoidea

cf. Crabronidae

Megachilidae (Leafcutting Bees)

Apidae (Bees)

† *Protobombus pristinus* WAPPLER & ENGEL, n. sp.

† *Electrapis prolata* WAPPLER & ENGEL, n. sp.

† *Electrapis micheneri* WAPPLER & ENGEL, n. sp.

† *Electrapis electrapoides* (LUTZ, 1993)

Vespoidea

Pompilidae (Spider Wasps)

Pompilidae indet.

Formicidae (Ants)

Dolichoderinae

Formicinae

Myrmicinae

Ponerinae

† Formiciinae

Formicium sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986

"Parasitica"

Ichneumonidae

Ichneumonidae gen. et sp. indet. 1

Ichneumonidae gen. et sp. indet. 2

"Proctotrupoidea"

Scelionidae gen. et sp. indet.

Diptera (Flies)

"Nematocera"

Tipulidae (Crane Flies)

Tipulidae gen. et sp. indet.

Limoniidae

Dicranoptycha cf. *megaphallus* (siehe WAPPLER, 2002)

Chironomidae (Midges)

Exuvien

Köcher

Bibionidae (March Flies)

Plecia sp. indet.

Mycetophiloidea (Fungus Gnats)

Mycetophiloidea indet.

Brachycera

Tabanidae (Horse or Deer Flies)

Tabanidae sp. indet.

Asilidae (Robber Flies)

Dasypogoninae gen. et sp. indet. 1

Dasypogoninae gen. et sp. indet. 2

Leptogastrinae gen. et sp. indet.

Bombyliidae (Bee Flies)?

Empididae (Dance Flies)

Empididae sp. indet.

Syrphidae (Hoover Flies)

Syrphidae sp. indet.

Trichoptera (Caddisflies)

diverse Köcher-Typen

Index wissenschaftlicher Namen

- A**
- Abiskomyia* 165
 - Acrossidius* 71
 - Aenictogiton* 142
 - Agrilinae 81
 - Coroebini 81, 83
 - Agrypnus* 86, 88–90, 92, 182
 - Aireina* 158
 - Alinka* 156
 - Alticinae 109
 - Amblycera 32–33
 - Andrenidae 126
 - Anisopodidae 156
 - Anisoptera 16
 - Anoplura 32
 - Anormenis* 41
 - Antarctoperlaria 18
 - Anthribidae 109
 - Antillarhininae 111
 - Aphaenogaster* 64
 - Aphamartania* 158
 - Aphodiinae 71
 - Aphodius* 71
 - Aphrophoridae 36
 - Apinae 128, 181, 187
 - Apioninae 111
 - Apis* 122, 126
 - A. henshawi* 137
 - Aradus nicholasi* 45
 - Araliaceae 106
 - Araripegomphidae 17
 - Archotermopsis* 27
 - Arctoperlaria 18
 - Arthropterites* 61
 - Arthropterus* 60, 62, 64
 - Athoinae 87
 - Athous* 92
 - A. holmgreni* 182
 - Attageninae 94
 - Attagenus* 94, 184
 - Auchenorrhyncha 34, 130
- B**
- Balticarthropterus* 61
 - Bibioninae 155
 - Blaberidae 24
 - Blaberus* 25
 - B. atropus* 25
 - B. giganteus* 25
 - Blattellidae 24
 - Blattidae 23
 - Blattotermes* 26, 187
 - B. wheeleri* 29
 - Brachystomatinae 161
 - Brentinae 111–113
 - Brownimecia* 134
 - Buprestini 78
 - Buprestis* 80
- C**
- Caelifera 31
 - Camponotus* 132, 138
 - C. herculeanus* 137
 - Campopleginae 145
 - Canapone* 134
 - Carabidomemnitae 61
 - Carinae 111
 - Celastraceae 109
 - Cephalotes* 132
 - Cerambycinae 101
 - Cerapites* 61–62
 - Cercopidae 36–37
 - Cerdistus* 158
 - Ceruchites hahnei* 68
 - Ceruchus fuchsii* 68
 - Cetoniinae 74
 - Charmatometrinae 45
 - Chelisochidae 21
 - Chironomus plumosus* 153
 - Chrysomelinae 103, 107
 - Chrysops* 157
 - Cicadidae 35
 - Cladura* 152
 - Clavigeritae 67
 - Clinocerinae 161
 - Clytrinae 109
 - Colletidae 126
 - Colydiinae 98
 - Cordulagomphinae 17
 - Cretotrigonia prisca* 121
 - Cricotopus* 153
 - Crosaphis* 156
 - Cupedidae 54
 - Cupes* 57
 - C. capitatus* 57
 - C. s.lat.* 55, 57
 - C. s.str.* 57
 - Cydnus* 49
 - Cyladinae 111
 - Cymninae 47
- D**
- Damalis* 158
 - Dasypogoninae 158
 - Dicercini 79
 - Dicranoptycha* 150–152, 184, 187
 - D. cf. megaphallus* 150–151
 - D. anna* 151
 - D. cf. megaphallus* 187
 - D. electrina* 151
 - D. europaea* 151
 - D. keiserae* 151
 - D. lignica* 151
 - D. megaphallus* 151
 - D. rottensis* 151
 - Dinocras* 18
 - Distocupes varians* 56
 - Dolichoderinae 63, 127, 129–130, 132, 141
 - Dolichoderus* 130
 - D. rohweri* 130
 - Donaciinae 105
 - Dorcus primigenius* 68
 - Dorylinae 141–142
 - Dorylus fulvus* 141

E	<i>Ection</i>	142	I	<i>Hypoponera punctatissima</i>	141
	<i>Elater</i>	92		<i>Ichneumoninae</i>	145
	<i>Electrapis</i>	122–123		<i>Iridomyrmex</i>	63
	<i>E. electrapoides</i>	122–123		<i>Ischocera</i>	32
	<i>E. krishnorum</i>	123	J	<i>Jaira</i>	84
	<i>E. meliponoides</i>	122–123		<i>Julodinae</i>	77
	<i>E. micheneri</i>	122–123		<i>Julodis</i>	77, 184
	<i>E. prolata</i>	122–123	K	<i>Kalotermitidae</i>	26
	<i>Electrobates</i>	45		<i>Lacon</i>	86, 90, 92–93, 182
	<i>Electrobatinae</i>	45		<i>Lamiinae</i>	101
	<i>Electrogerris</i>	43, 45		<i>Lampropepla</i>	78
	<i>Empidinae</i>	161		<i>Lamprosomatinae</i>	106
	<i>Empis orapaensis</i>	160		<i>Lanelater</i>	86, 92, 182
	<i>Ensifera</i>	31		<i>L. nicoleae</i> n. sp.	90, 92
	<i>Eohomopterus</i>	64		<i>L. verae</i>	92
	<i>Eopaussus</i>	61, 63		<i>Lasiadamalis</i>	158
	<i>Eotrechinae</i>	45		<i>Lasius</i>	63, 137–138
	<i>Eristalis tenax</i>	161		<i>Laternaria</i>	40
	<i>Euarchistigma</i>	13, 170		<i>Laternariinae</i>	40
	<i>E. atrophium</i>	13		<i>Leptogaster</i>	159
	<i>E.? superstes</i> n. sp.	11, 13, 187		<i>Leptogastrinae</i>	159
	<i>Eubrianax</i>	172		<i>Lestidae</i>	16
	<i>Euryhynchinae</i>	111		<i>Limnephilidae</i>	170
F	<i>Flacourtiaceae</i>	109		<i>Limnephilus</i>	166
	<i>Forficulidae</i>	21		<i>Limoniidae</i>	152
	<i>Formica</i>	142		<i>Lophurodamalis</i>	158
	<i>F. flori</i>	63		<i>Lucaninae</i>	68
	<i>F. rufa</i>	141		<i>Lucanus fossilis</i>	68
	<i>Formicidae</i>	141		<i>Lycinae</i>	94
	<i>Formiciinae</i>	128, 142, 181		<i>Lycorma</i>	39, 184
	<i>Formicinae</i>	63, 130, 132, 142–143		<i>L. sp. indet.</i>	39
	<i>Formicium</i>	137, 142, 168, 183, 188		<i>L. elongata</i>	39
	<i>F. sp. aff. F. giganteum</i>	135	M	<i>Macropunctum</i>	86, 89–90, 93, 182, 188
	<i>F. giganteum</i>	136		<i>M. angulosum</i>	88–89
	<i>F. simillimum</i>	137		<i>M. angustiscutellum</i>	89
	<i>Fruhstorferia</i>	73		<i>M. densipunctum</i> n. sp.	87
	<i>Fulgoridae</i>	39		<i>M. eckfeldi</i>	89
	<i>Fulgoridium</i>	39		<i>M. eocaenicum</i>	89
G	<i>Geotrupinae</i>	69		<i>M. messelense</i>	89
	<i>Gerridae</i>	42, 170		<i>M. meunieri</i>	89
	<i>Gerrinae</i>	43, 45		<i>M. rebugense</i>	89
	<i>Gerris</i>	43		<i>M. senckenbergi</i>	89
	<i>Gerris</i> sp. indet.	43		<i>Mantophasmatodea</i>	181
	<i>Gerris (Gerriselloides) asper</i>	43		<i>Mastotermes</i>	26, 28–29, 184, 187
	<i>Gerris (Gerriselloides) lateralis</i>	43		aff. <i>M. sarthensis</i>	26
	<i>Gerromorpha</i>	42–43, 170		<i>M. darwiniensis</i>	26, 29, 169, 187
	<i>Gomphaeschnidae</i>	16		<i>Mastotermes</i> sp. indet.	26
	<i>Halictidae</i>	126		<i>Mastotermitidae</i>	26–27, 29, 169, 187
	<i>Halobatinae</i>	45		<i>Megalestidae</i>	16
	<i>Hemerodromiinae</i>	161		<i>Megalopaussus</i>	64
	<i>Hemipepsis</i>	127		<i>Meiatermes</i>	27
	<i>Hesperininae</i>	155		<i>Melanotius</i>	92
	<i>Hesperinus</i>	154		<i>Melasinae</i>	84
	<i>Heteroptera</i>	34		<i>Melolonthinae</i>	73
	<i>Hodotermitidae</i>	27		<i>Melophorus</i>	143
	<i>Homopterus</i>	64	H	<i>Halictidae</i>	126
	<i>Homopterus hispaniolensis</i>	61		<i>Halobatinae</i>	45
	<i>Hydroptilidae</i>	165, 170		<i>Hemerodromiinae</i>	161
	<i>Hypoclinea</i>	130		<i>Hemipepsis</i>	127
H	<i>Halictidae</i>	126		<i>Hesperininae</i>	155
	<i>Halobatinae</i>	45		<i>Hesperinus</i>	154
	<i>Hemerodromiinae</i>	161		<i>Heteroptera</i>	34
	<i>Hemipepsis</i>	127		<i>Hodotermitidae</i>	27
	<i>Hesperininae</i>	155		<i>Homopterus</i>	64
	<i>Hesperinus</i>	154		<i>Homopterus hispaniolensis</i>	61
	<i>Heteroptera</i>	34		<i>Hydroptilidae</i>	165, 170
	<i>Hodotermitidae</i>	27		<i>Hypoclinea</i>	130
	<i>Homopterus</i>	64		<i>Halictidae</i>	126
	<i>Homopterus hispaniolensis</i>	61		<i>Halobatinae</i>	45
	<i>Hydroptilidae</i>	165, 170		<i>Hemerodromiinae</i>	161
	<i>Hypoclinea</i>	130		<i>Hemipepsis</i>	127
	<i>Halictidae</i>	126		<i>Hesperininae</i>	155
	<i>Halobatinae</i>	45		<i>Hesperinus</i>	154
	<i>Hemerodromiinae</i>	161		<i>Heteroptera</i>	34
	<i>Hemipepsis</i>	127		<i>Hodotermitidae</i>	27
	<i>Hesperininae</i>	155		<i>Homopterus</i>	64
	<i>Hesperinus</i>	154		<i>Homopterus hispaniolensis</i>	61
	<i>Heteroptera</i>	34		<i>Hydroptilidae</i>	165, 170
	<i>Hodotermitidae</i>	27		<i>Hypoclinea</i>	130

	Menoponidae	32		<i>Psilonyx</i>	159
	<i>Micropsectra</i>	153		Psilopterini	78–79
	<i>Microstigmus comes</i>	120		Psychomyiidae	153
	<i>Miotermes</i>	26		Pterostichinae	59
	<i>Myrmecia</i>	142		Pyrophorinae	87
	Myrmecinae	63, 143			
	<i>Myrmica</i>	133, 138			
	<i>M. rubra</i>	133			
	Myrmicinae	128, 132, 141			
N	Nebrinae	59	R	<i>Reticulitermes</i>	29
	Nothomyrmecinae	128		Rhagionempididae	156
	Notiophilinae	59		Rhinotermitidae	29
	<i>Notiophilus</i>	59		<i>Rhipsideigma</i>	57
				Rhynchophthirina	32
				<i>Rhyparobia</i>	24
				<i>Ricania</i>	41
				Ricaniidae	41
				<i>Riocricotopus</i>	153
				Rutelinae	74
O	<i>Onthophagus</i>	72			
	<i>Oomorphoides</i>	106			
	Ophionimae	145	S	<i>Sagra</i>	103
	Orthocladiinae	153, 165		Salicaceae	109
	<i>Oryctes</i>	75		<i>Saprus</i>	72
				<i>Saurodectes vrsanskyi</i>	32
P	Pachygronthinae	47		Scarabaeinae	72
	<i>Palaeapis beiboziensis</i>	121		Scaritinae	59
	<i>Paleognathus succini</i>	68		<i>Scolypopa</i>	41
	<i>Paleoplatypygus</i>	160		Scymnini	97
	Palophanginae	109		Sehirinae	50
	Paussinae	60, 62, 181, 187		<i>Semiothus</i>	92
	Paussitae	61		Sieblosiidae	16
	<i>Paussus favieri</i>	60		<i>Sinodendron</i>	68
	<i>Penthetria</i>	154		<i>Spargotermes</i>	26, 187
	Pepsinae	128		Spondylidinae	102
	<i>Periplaneta</i>	23		Spongiphoridae	21
	<i>Phasmomyrmex</i>	132		Staphylininae	66
	<i>Pheidole</i>	141		<i>Sternocera</i>	77
	<i>Philaenus</i>	36		Sternorrhycha	34
	<i>Philanthus triangulum</i>	120		Sternorrhynchus	130
	<i>Philapodemus australis</i>	48		<i>Succinarthropterus</i>	62
	Pimplinae	145		Syndesinae	68
	<i>Plagiolepis</i>	142		Syrphinae	163
	<i>Platycerus berendtii</i>	68			
	<i>Platycerus sepultus</i>	68	T		
	<i>Plecia</i>	154–155		Tartessinae	38
	Pleciinae	155		Teleasinae	147
	<i>Pleuarthropterus</i>	62		Tenebrioninae	100
	<i>P. (B.)? nonsucineus n. sp.</i>	60		<i>Tenomerga</i>	55
	<i>Pochazia</i>	41		<i>T. concolor</i>	56
	<i>Pompilus</i>	127		<i>T. mucidae</i>	56
	Ponerinae	63, 134, 141		<i>T.? eckfeldense</i>	56
	<i>Priocnemis</i>	127		Termopsidae	26–27
	Prioninae	102		<i>Termopsis</i>	27
	<i>Prionomyrmex</i>	142		<i>Tettigarcta crinita</i>	35
	Procrampptonomyiidae	156		Tettigarctidae	35, 156
	<i>Prolasius</i>	143		<i>Tettigonia</i>	183
	<i>Prolixocupes</i>	57		<i>Thaumatoneura inopinata</i>	12–13
	<i>Protobombus</i>	121		Thaumatoneuridae	13
	<i>P. hirsutus</i>	122		Thaumatoneurinae	12, 14, 170
	<i>P. pristinus</i>	122		Throscinae	86
	<i>Protocerapteris</i>	62		<i>Thyreocoris</i>	48
	<i>Protognathus spielbergi</i>	68		Tillinae	96
	Pseudomyrmecinae	128		<i>Tinodes</i>	153
	<i>Pseudosciara</i>	156		<i>Tipula</i>	149
	<i>Pseudotaenia</i>	78		Trepobatinae	45
				<i>Tricolporopollenites</i>	123

	<i>Trigonia</i>	125
	<i>Trimorus</i>	147
	<i>T. pedestre</i>	147
	Tryphoninae	145
	<i>Typhoeus</i>	75
U	<i>Ulmeriella</i>	27
	<i>Uruguay auroranormae</i>	126
V	Vitaceae	107
X	<i>Xylotrupes</i>	75
Z	<i>Zicrona</i>	52
	Zygoptera	11

Phototafeln

1 - 18

Tafel 1

Fig. a: Zygoptera: Caloptera: Thaumtoneurinae: Euarchistigmatini: *Euarchistigma? superstes* WAPPLER n. sp.; Flügellänge 31,7 mm; PE_2000/44 a+b, LS.

Fig. b: Zygoptera: Caloptera: Thaumtoneurinae: Euarchistigmatini: *Euarchistigma? superstes* WAPPLER n. sp.; Detail-Vergrößerung des Flügelapex; PE_2000/44 a+b, LS.

Fig. c: Zygoptera: Euzygoptera: Lestomorpha: Lestida: Lestinoidea gen. et sp. indet.; Flügellänge 18,3 mm; PE_2000/45 a+b, LS.

Fig. d: Plecoptera gen. et sp. indet.; disartikuliertes Exemplar; schwarzer Pfeil: Cerci, weißer Pfeil: Mandibeln; Fossillänge ~12,2 mm; PE_1992/280, LS.

Fig. e: Plecoptera gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Mandibeln; Mandibellänge ~1,3 mm; PE_1990/783, LS.

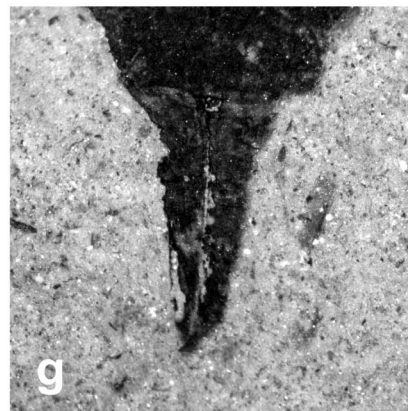
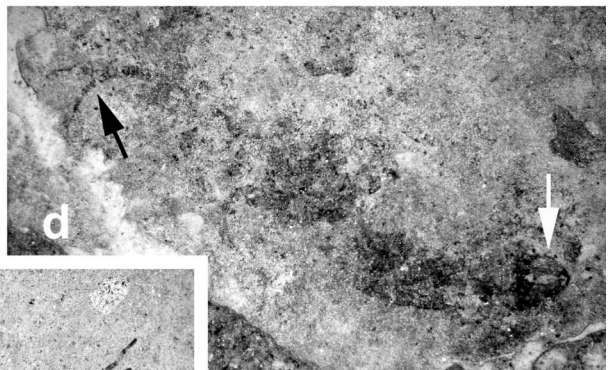
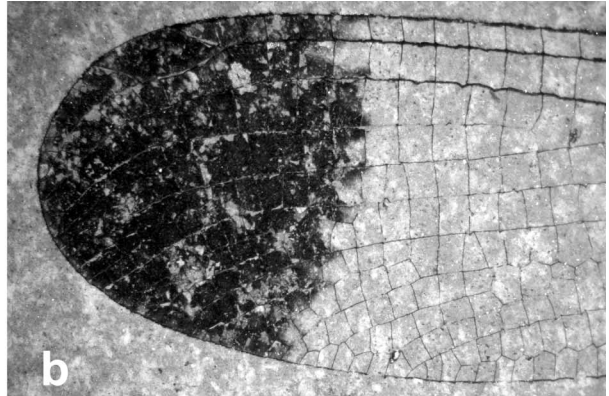
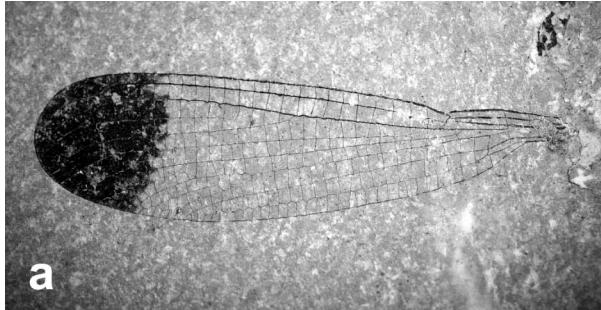
Fig. f: Dermaptera: Forficulina gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge (ohne Antennen) ~13 mm; PE_2000/1061, LS.

Fig. g: Dermaptera: Forficulina gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Cerci; Cercillänge ~2,6 mm; PE_2000/1061, LS.

Fig. h: Dermaptera: Forficulina gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Antennen; Antennenlänge ~4,7 mm; PE_2000/1061, LS.

Fig. i: Dermaptera gen. et sp. indet.; isoliertes Abdomen; Fossillänge 6,6 mm; PE_1993/236 a+b, LS.

Tafel 1



Tafel 2

Fig. a: Blattellidae gen. et sp. indet. 1; isolierter Vorderflügel; Flügellänge ~21 mm; PE_1992/327 a+b, LS.

Fig. b: Blaberinae gen. et sp. indet.; isolierter Vorderflügel ohne Analfeld; Flügellänge ~64 mm; PE_1992/312, LS.

Fig. c: Blaberinae gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Flügeladerung; weißer Pfeil: kräftig entwickelte Makrotrichien im Bereich des Radius; PE_1992/312, LS.

Fig. d: Blattaria gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der kräftig bedornen Extremitäten; Beinlänge 9,45 mm; PE_2000/1066 a+b, LS.

Fig. e: Isoptera: *Mastotermes* sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge (ohne Flügel) 18,3 mm; PE_1997/34 a+b, LS.

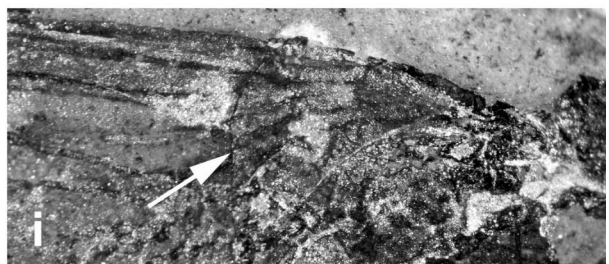
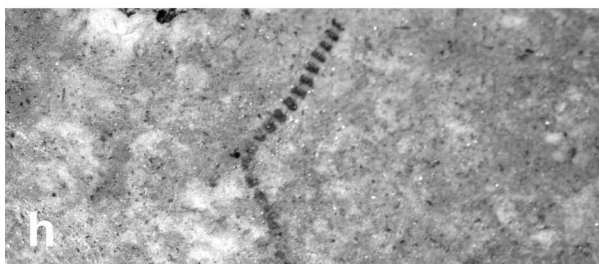
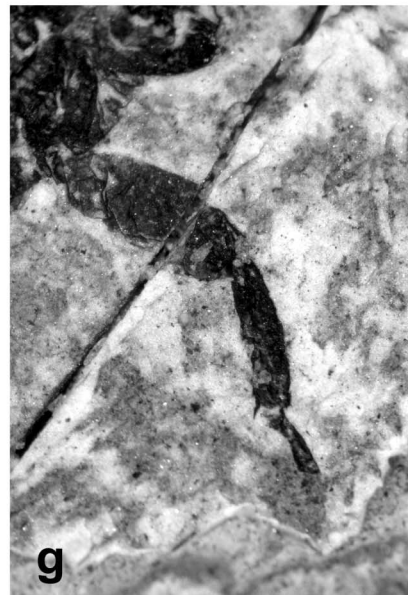
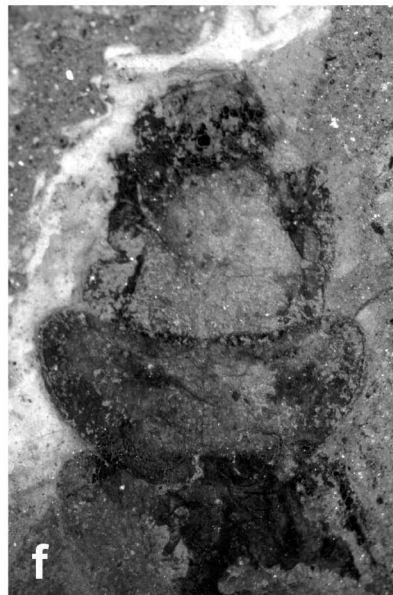
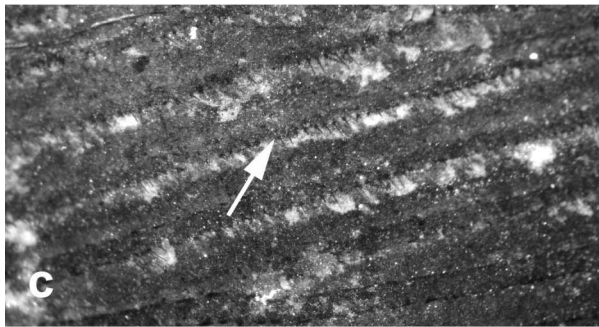
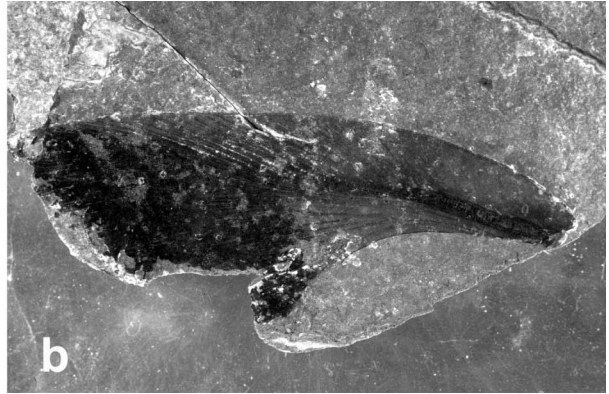
Fig. f: Isoptera: *Mastotermes* sp. indet.; Detail-Vergrößerung des Kopfes; Pronotumbreite 3,84 mm; PE_2000/778, LS.

Fig. g: Isoptera: *Mastotermes* sp. indet.; Detail-Vergrößerung der mittleren Extremitäten; Beinlänge (Femur, Tibia, Tarsus) 3,64 mm; PE_2000/777, LS.

Fig. h: Isoptera: *Mastotermes* sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Antennen; Antennenlänge 3,44 mm; PE_1997/34 a+b, LS.

Fig. i: Isoptera: *Mastotermes* sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Flügelschuppe; weißer Pfeil: Lage der konvex verlaufenden Humeralnaht; Länge der Humeralnaht 3,1 mm; PE_1997/34 a+b, LS.

Tafel 2



Tafel 3

Fig. a: Phthiraptera gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge 7,01 mm; PE_1997/33, LS.

Fig. b: Phthiraptera gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung vom Abdomen; Abdomenbreite 3,08 mm; PE_1997/33, LS.

Fig. c: Cercopoidea gen. et sp. indet. 1; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge 8,77 mm; PE_2000/824, LS.

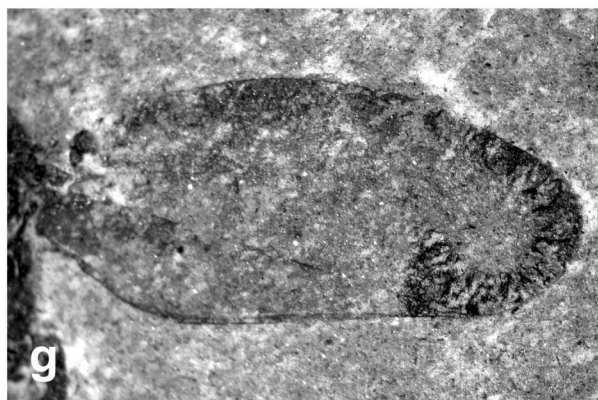
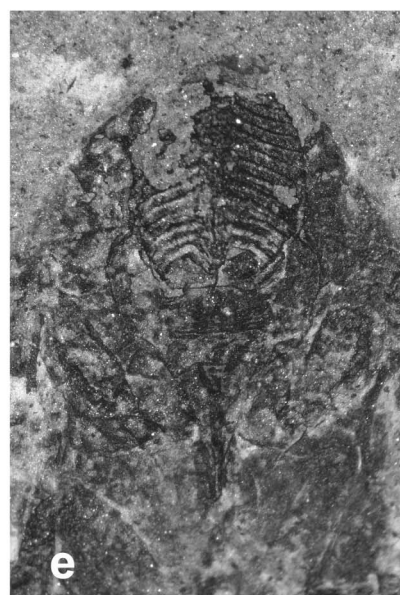
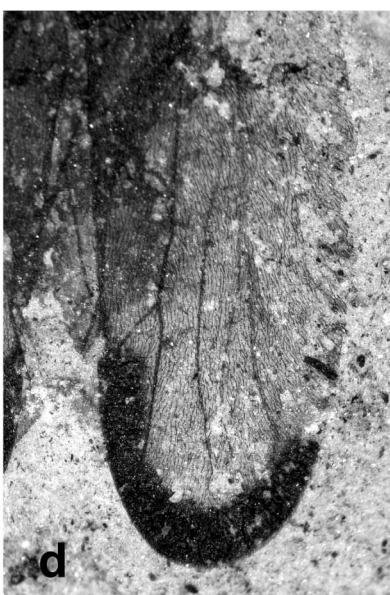
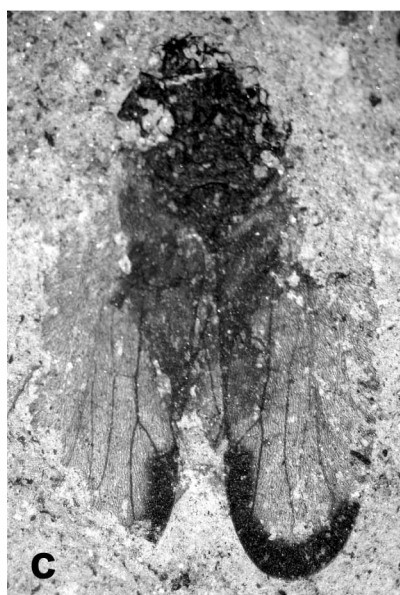
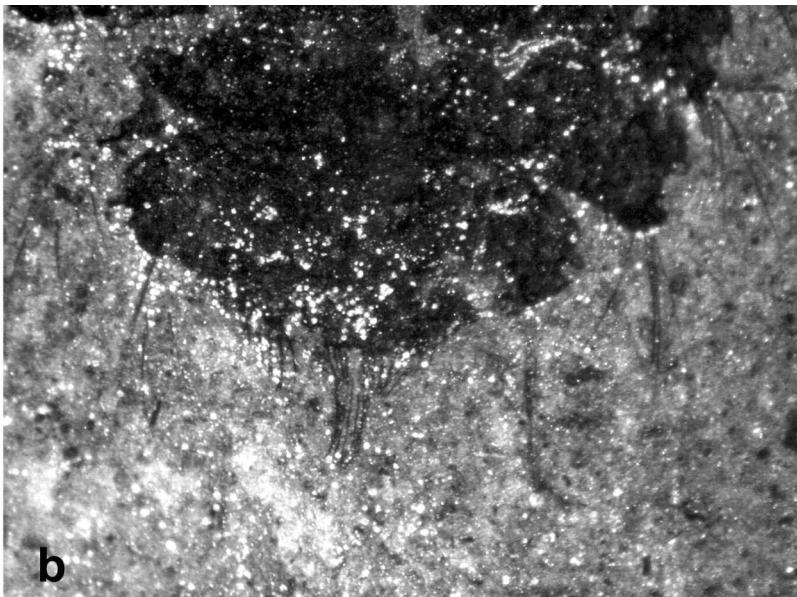
Fig. d: Cercopoidea gen. et sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung des stark mit Mikrotrichien besetzten Vorderflügels; Flügelbreite 2,43 mm; PE_2000/824, LS.

Fig. e: Cercopoidea gen. et sp. indet. 2; Detail-Vergrößerung der Kopfunterseite, mit einem nahezu 3-dimensional erhaltenen Postclypeus; Postclypeuslänge 1,62 mm; PE_2000/826, LS.

Fig. f: Cercopoidea gen. et sp. indet. 2; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge 9,18 mm; PE_2000/826, LS.

Fig. g: Cercopoidea gen. et sp. indet. 2; Detail-Vergrößerung des stark sclerotisierten Vorderflügels; Flügellänge ~7,7 mm; PE_2000/826, LS.

Tafel 3



Tafel 4

Fig. a: Membranicoidea gen. et sp. indet.; isolierter Vorderflügel; Flügellänge 5,26 mm; PE_1997/41, LS.

Fig. b: Fulgoromorpha: Fulgoridae: *Lycorma* sp. indet.; isolierte Vorderflügelfragmente; Flügellänge 19,57 mm; PE_2000/831 a+b, LS.

Fig. c: Fulgoridae gen. et sp. indet.; isolierter Vorderflügel; Flügellänge ~28 mm; PE_1997/39 a+b, LS.

Fig. d: Ricaniidae gen. et sp. indet. 1; isolierter Vorderflügel; Flügellänge ~7,8 mm; PE_2000/832 a+b, LS.

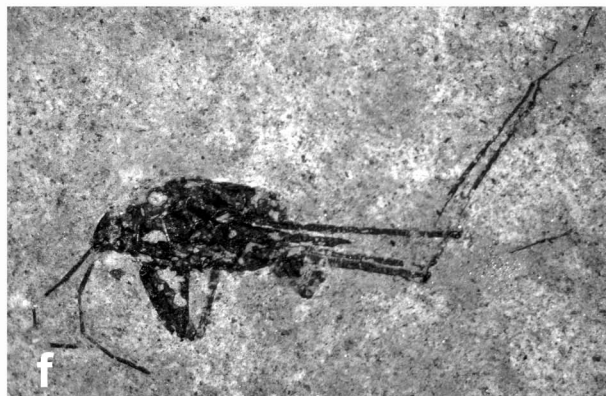
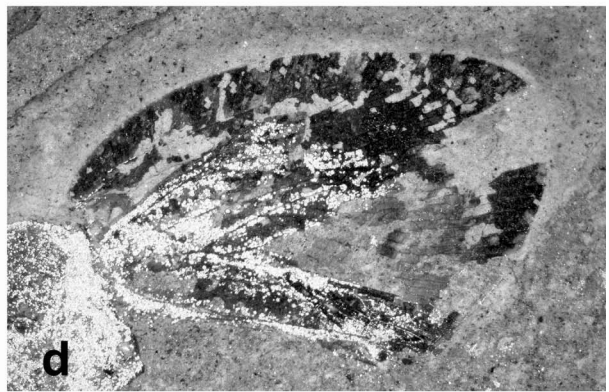
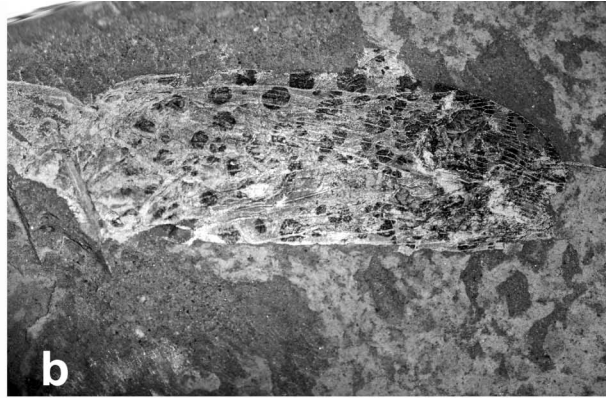
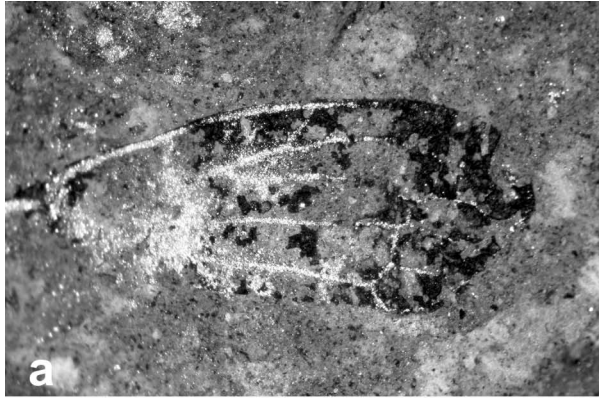
Fig. e: Gerromorpha: *Gerris* sp. indet. (Nymphe); vollständig erhaltenes Exemplar, vermutlich 3. oder 4. Jugendstadium; Fossillänge ~3,4 mm; PE_2000/2, LS.

Fig. f: *Lutetiabates eckfeldensis* WAPPLER & ANDERSEN n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht (!); Fossillänge ~3,6 mm; PE_2000/542 a+b, LS.

Fig. g: *Lutetiabates eckfeldensis* WAPPLER & ANDERSEN n. sp.; Detail-Vergrößerung der ersten beiden Tarsal-Glieder (weißer Pfeil); Tarsallänge ~0,55 mm; PE_1992/454, LS.

Fig. h: *Lutetiabates eckfeldensis* WAPPLER & ANDERSEN n. sp.; Detail-Vergrößerung des Abdomen; weißer Pfeil: Reste des Proctiger; Länge der Mediotergite ~0,21 mm; PE_1990/472, LS.

Tafel 4



Tafel 5

Fig. a: Aradidae gen. et. sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge ~5,6 mm; PE_1990/4, LS.

Fig. b: Lygaeidae gen. et. sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge (ohne Antennen) ~5,7 mm; PE_1990/87, LS.

Fig. c: Lygaeidae gen. et. sp. indet. 2; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge ~8,5 mm; PE_2000/1052 a+b, LS.

Fig. d: Cydnidae gen. et. sp. indet. 2; isoliertes Abdomen in Ventral-Ansicht; Abdomenlänge ~7,8 mm; PE_1990/780, LS.

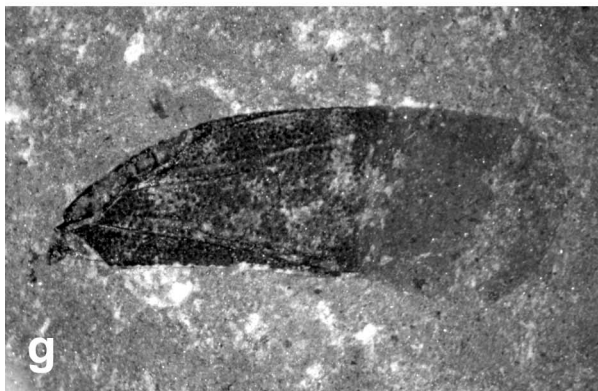
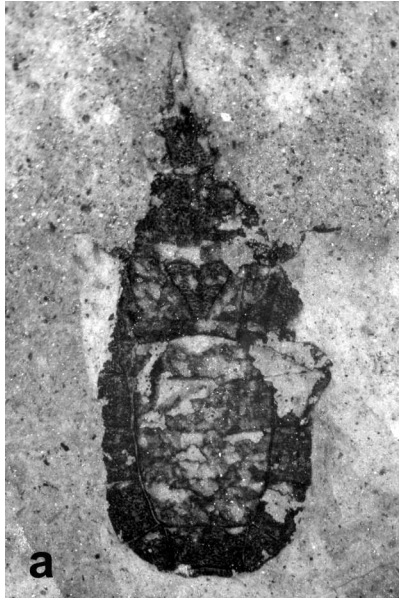
Fig. e: Cydnidae gen. et. sp. indet. 3; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge ~9,4 mm; PE_1992/273, LS.

Fig. f: Acanthosomatidae gen. et. sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Scutellumlänge ~3 mm; PE_2000/1051 a+b, LS.

Fig. g: Lygaeidae gen. et. sp. indet. 3; isolierter Vorderflügel, mit stark sklerotisiertem Corium; Flügellänge 7,83 mm; PE_1992/336, LS.

Fig. h: Pentatomidae gen. et. sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung des Vorderflügels; Flügellänge 8,91 mm; PE_1994/184 a+b, LS.

Tafel 5



Tafel 6

Fig. a: Pentatomidae gen et. sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge 13,5 mm; PE_1994/184 a+b, LS.

Fig. b: Pentatomidae gen et. sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung der Kopfunterseite; weißer Pfeil: Rostrum; Rostrumlänge 5,94 mm; PE_1994/184 a+b, LS.

Fig. c: Pentatomidae gen et. sp. indet. 2; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge ~10,1 mm; PE_1996/37 a+b, LS.

Fig. d: Pentatomidae gen et. sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung der Laterotergite, mit den gut sichtbaren Stigmenöffnungen (weiße Pfeile); Breite der Abdominalsternite durchschnittlich 0,94 mm; PE_1994/184 a+b, LS.

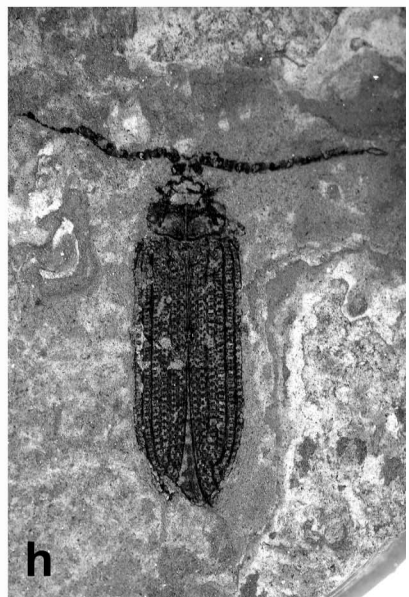
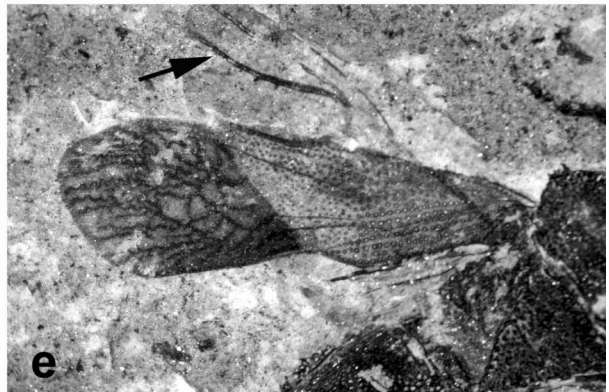
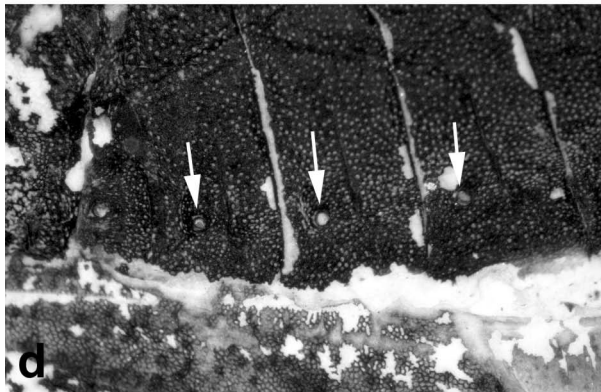
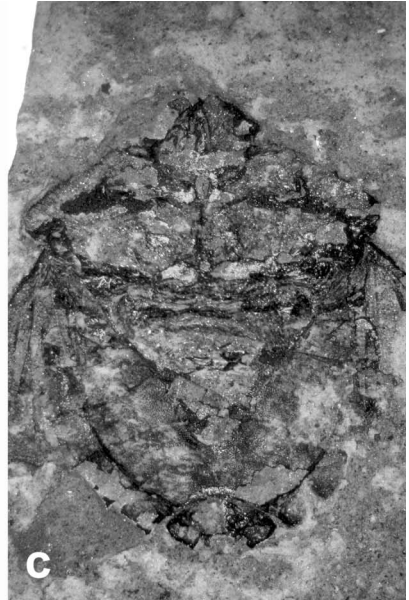
Fig. e: Pentatomidae gen et. sp. indet. 3; Detail-Vergrößerung des Vorderflügels; schwarzer Pfeil: Reste des Hinterflügels; Flügellänge 4,72 mm; PE_1992/323 a+b, LS.

Fig. f: Pentatomidae gen et. sp. indet. 3; vollständig erhaltenes Exemplar; Fossillänge (ohne Antennen) 7,83 mm; PE_1992/323 a+b, LS.

Fig. g: Cupedidae: *Tenomerga? eckfeldense* TRÖSTER, 1993; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 11,3 mm; PE_1992/461 a+b, LS.

Fig. h: Cupedidae: *Tenomerga? eckfeldense* TRÖSTER, 1993; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 13 mm; PE_2000/1138, LS.

Tafel 6



Tafel 7

Fig. a: Cupedidae: *Tenomerga? eckfeldense* TRÖSTER, 1993; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht und typischer “Todeshaltung”; Fossillänge 7,96 mm; PE_2000/1142 a+b, LS.

Fig. b: Cupedidae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 6,8 mm; PE_2000/1145 a+b, LS.

Fig. c: Carabidae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 6,21 mm; PE_1993/178 a+b, LS.

Fig. d: Carabidae: Paussinae: *Pleuarthropterus (Balticarthropterus)? nonsucineus* WAPPLER n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 8,1 mm; PE_2000/544, LS.

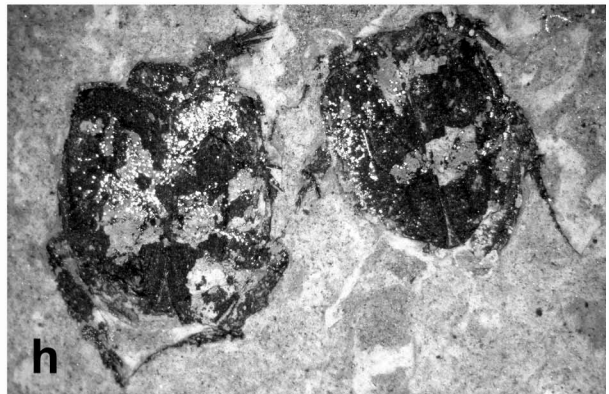
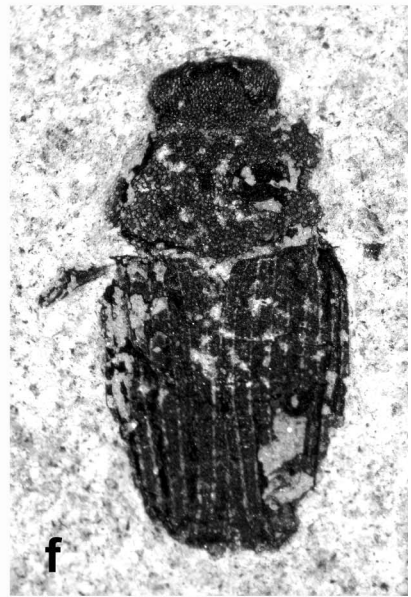
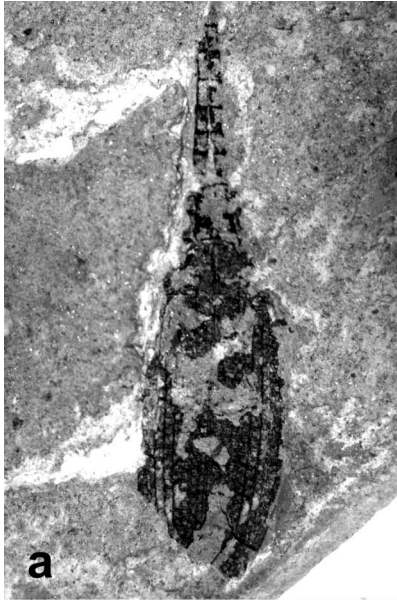
Fig. e: Staphylinidae: Pselaphinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 2,56 mm; PE_2000/987 a+b, LS.

Fig. f: Scarabaeidae: Aphodiinae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 4,45 mm; PE_2000/568, LS.

Fig. g: Carabidae: Paussinae: *Pleuarthropterus (Balticarthropterus)? nonsucineus* n. sp.; Detail-Ansicht der linken Antenne; Antennenlänge 2,3 mm; PE_2000/544, LS.

Fig. h: Scarabaeidae: Aphodiinae gen. et sp. indet. 2; zwei isolierte Abdomen in Dorsal-Ansicht; Abdomenlänge 7,02 mm; PE_1994/45 a+b, LS.

Tafel 7



Tafel 8

Fig. a: Scarabaeidae: Melolonthinae gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Antenne; Antennenlänge 4,4 mm; PE_1993/153 a+b, LS.

Fig. b: Scarabaeoidea gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 9,99 mm; PE_1990/1025 a+b, LS.

Fig. c: Scarabaeoidea gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Mandibeln; Mandibellänge 1,89 mm; PE_1990/1025 a+b, LS.

Fig. d: Buprestidae: Julodinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 20,92 mm; PE_2000/839 b, LS.

Fig. e: Buprestidae: Buprestinae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 29,16 mm; PE_2000/842, LS.

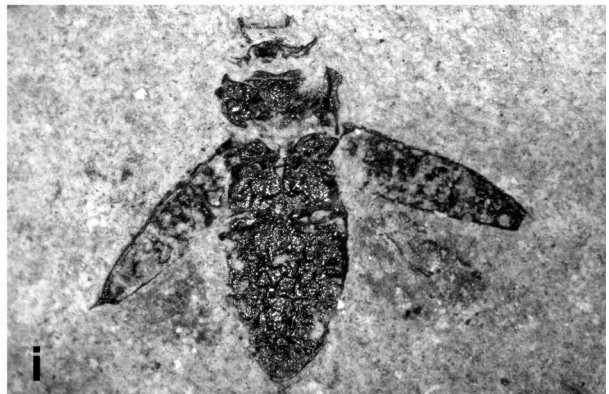
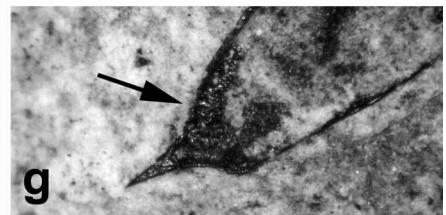
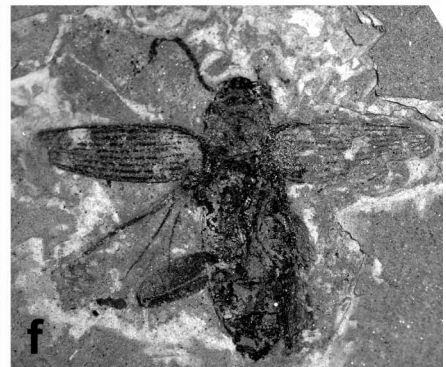
Fig. f: Buprestidae: *Buprestis* sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 12,82 mm; PE_2000/691 a+b, LS.

Fig. g: Buprestidae: Coroebini gen. et sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung des Steigdorn; schwarzer Pfeil: kleine Steigdornen an der Außenkante der Elytre; PE_2000/641 a+b, LS.

Fig. h: Buprestidae: Buprestinae gen. et sp. indet. 3; vollständig erhaltenes Abdomen in Ventral-Ansicht; Fossillänge 16,09 mm; PE_2000/692 a+b, LS.

Fig. i: Buprestidae: Coroebini gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 7,69 mm; PE_2000/641 a+b, LS.

Tafel 8



Tafel 9

Fig. a: Buprestidae: Coroebini gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 7,4 mm; PE_2000/644 a+b, LS.

Fig. b: Buprestidae: Coroebini gen. et sp. indet. 2; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 8,23 mm; PE_1997/17 a+b, LS.

Fig. c: Buprestidae: Coroebini gen. et sp. indet. 4; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 9,81 mm; PE_1997/19 a+b, LS.

Fig. d: Buprestidae indet. "Gruppe 1"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~7 mm; PE_2000/721 a+b, LS.

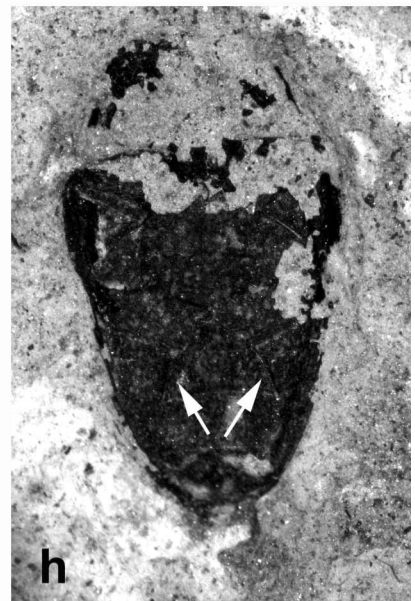
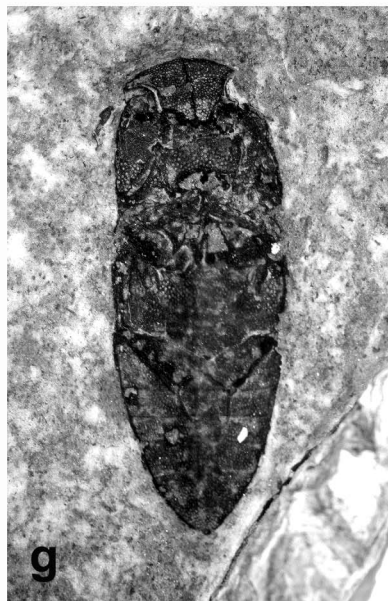
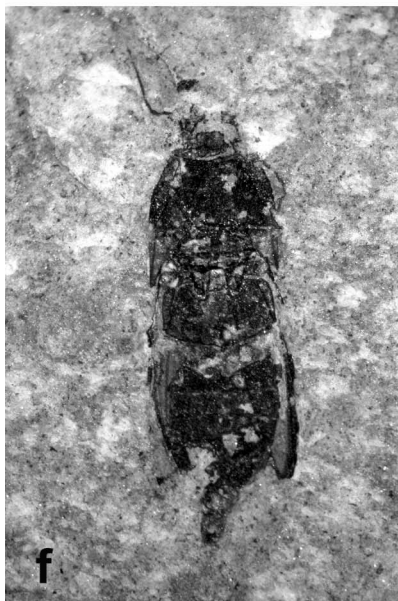
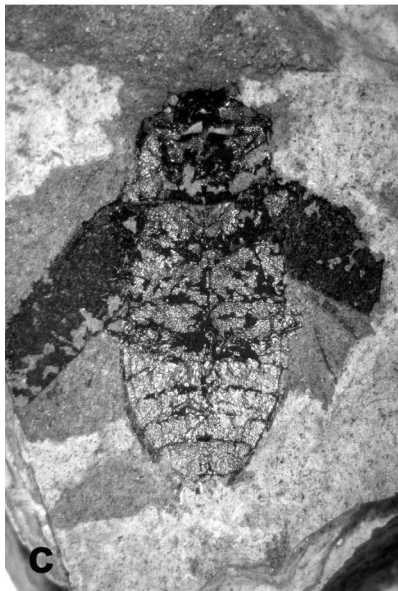
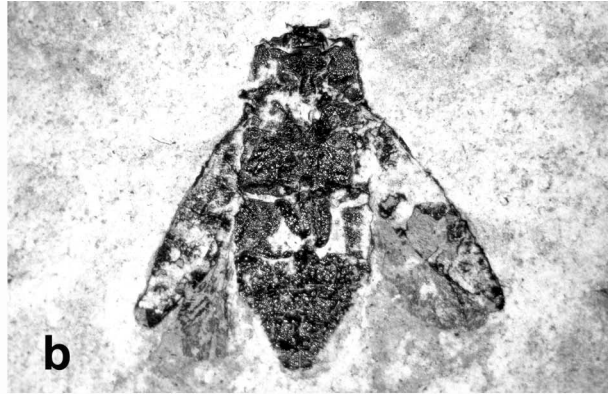
Fig. e: Buprestidae indet. "Gruppe 4"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~6,8 mm; PE_2000/734, LS.

Fig. f: Eucnemidae gen. et sp. indet. ("Gruppe 1"); vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge ~5,5 mm; PE_1992/571, LS.

Fig. g: Eucnemidae gen. et sp. indet. ("Gruppe 2"); vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge ~6 mm; PE_2000/320 a+b, LS.

Fig. h: Throscidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; weiße Pfeile: Lage der Tarsalgruben (TGA); Fossillänge 3,24 mm; PE_1990/1035, LS.

Tafel 9



Tafel 10

Fig. a: Elateridae: *Macropunctum densipunctum* n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 8,1 mm; PE_2000/955, LS.

Fig. b: Elateridae: *Macropunctum eckfeldi* TRÖSTER, 1992.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~23 mm; PE_1900/974 a+b, LS.

Fig. c: Elateridae: *Macropunctum* „messelense“-Gruppe; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~15 mm; PE_1996/25 a+b, LS.

Fig. d: Elateridae: *Macropunctum* „meuneri“-Gruppe; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~15 mm; PE_2000/942 a+b, LS.

Fig. e: Elateridae: *Macropunctum* „eocaenicum“-Gruppe; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge ~22 mm; PE_2000/923 a+b, LS.

Fig. f: Elateridae: *Macropunctum* „rebugense“-Gruppe; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge ~12 mm; PE_2000/951, LS.

Fig. g: Elateridae: *Macropunctum* „senckenbergi“-Gruppe; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~19 mm; PE_2000/943 a+b, LS.

Fig. h: Elateridae: *Macropunctum* „angustiscutellum“-Gruppe; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~16 mm; PE_2000/953 a+b, LS.

Fig. i: Elateridae: *Macropunctum* „angulosum“-Gruppe; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~7,5 mm; PE_1992/579 a+b, LS.

Fig. j: Elateridae: *Agrypnus* sp. indet. 4; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~12,5 mm; PE_2000/343 a+b, LS.

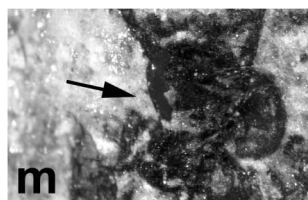
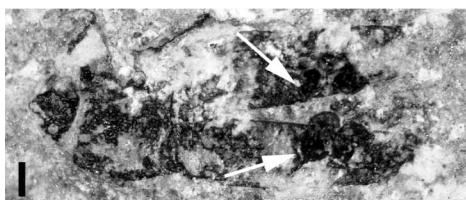
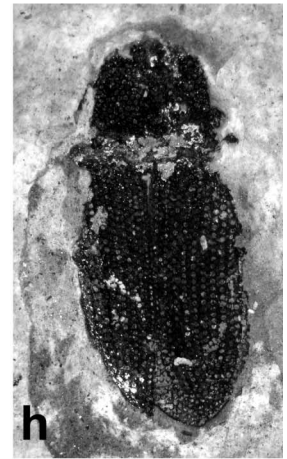
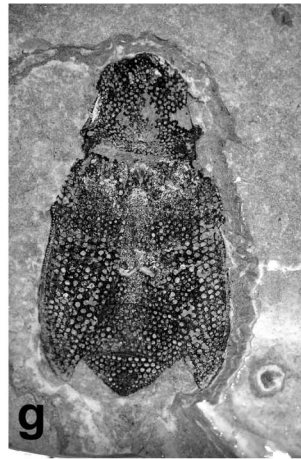
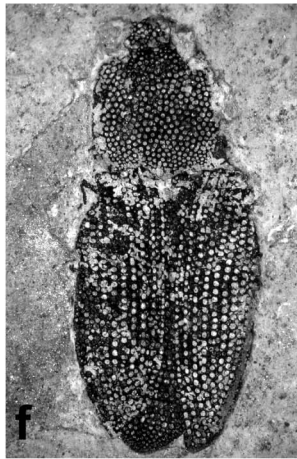
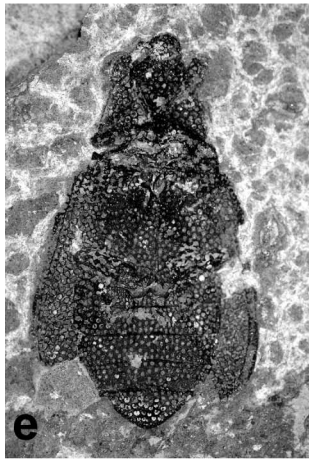
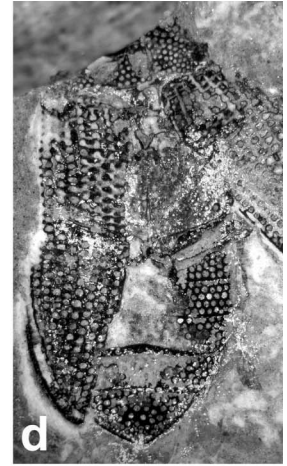
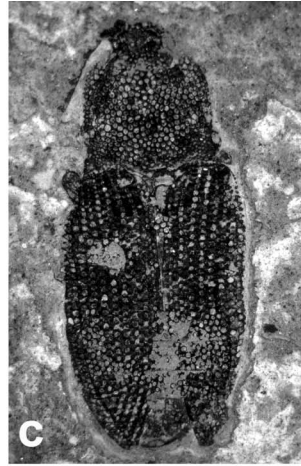
Fig. k: Elateridae: *Lacon*? sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 13,6 mm; PE_2000/345 a+b, LS.

Fig. l: Elateridae indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht, mit 3-dimensional erhaltenen männlichen Geschlechtsanhangdrüsen (Ektadenien); schwarze Pfeile: Ektadenien; Fossillänge 12,1 mm; PE_2000/2213, LS.

Fig. m: Elateridae indet.; Detail-Vergrößerung der Geschlechtsanhangdrüsen; schwarzer Pfeil: Ektadenien; PE_2000/2213, LS.

Fig. n: Elateridae: *Lanelater nicoleae* n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 31,05 mm; PE_2000/349 a+b, LS.

Tafel 10



Tafel 11

Fig. a: Elateridae indet. "Gruppe 1"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~3,24 mm; PE_2000/738, LS.

Fig. b: Elateridae indet. "Gruppe 2"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~7,9 mm; PE_1993/156 a+b, LS.

Fig. c: Elateridae indet. "Gruppe 5"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~8,3 mm; PE_1996/19, LS.

Fig. d: Elateridae indet. "Gruppe 6"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~10,1 mm; PE_1996/33, LS.

Fig. e: Elateridae indet. "Gruppe 9"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~12 mm; PE_2000/742 a+b, LS.

Fig. f: Elateridae indet. "Gruppe 13"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~5,4 mm; PE_2000/752 a+b, LS.

Fig. g: Elateridae indet. "Gruppe 14"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~9,9 mm; PE_1994/19, LS.

Fig. h: Dermestidae: *Attagenus?* sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 6,43 mm; PE_2000/995, LS.

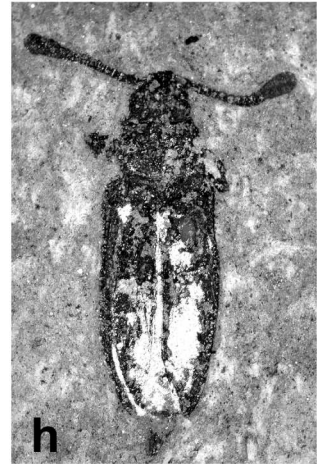
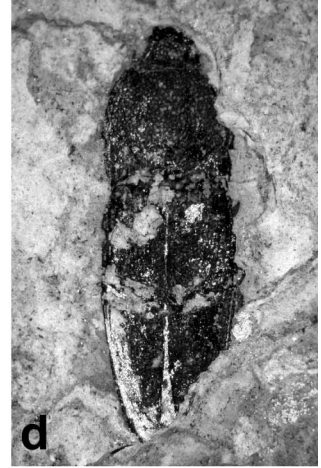
Fig. i: Lygaeidae sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 6,21 mm; PE_1900/1030, LS.

Fig. j: Dermestidae: *Attagenus?* sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Antennen; schwarzer Pfeil: extrem gelängtes und verdicktes letztes Antennenglied; Antennenlänge 4,18 mm; PE_2000/995, LS.

Fig. k: Coydiidae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 4,59 mm; PE_2000/993, LS.

Fig. l: Coydiidae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 4,78 mm; PE_2000/992, LS.

Tafel 11



Tafel 12

Fig. a: Tenebrionidae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 21,6 mm; PE_1992/317, LS.

Fig. b: Chrysomelidae: Sagrinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~3,6 mm; PE_2000/478 a+b, LS.

Fig. c: Chrysomelidae: Sagrinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge ~3,4 mm; PE_1992/129, LS.

Fig. d: Tenebrionidae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge ~23 mm; PE_2000/713 a+b, LS.

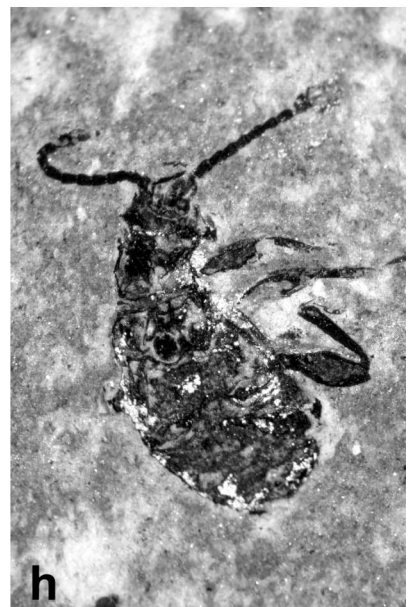
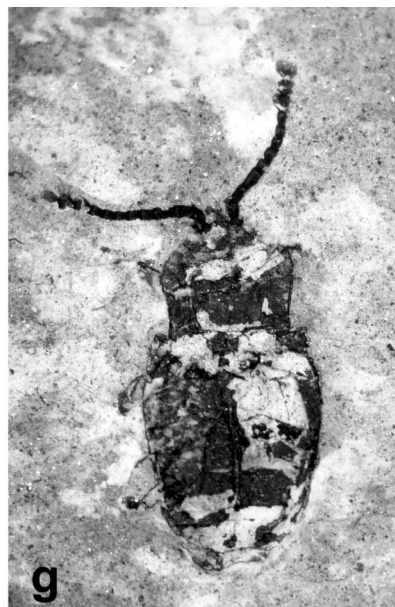
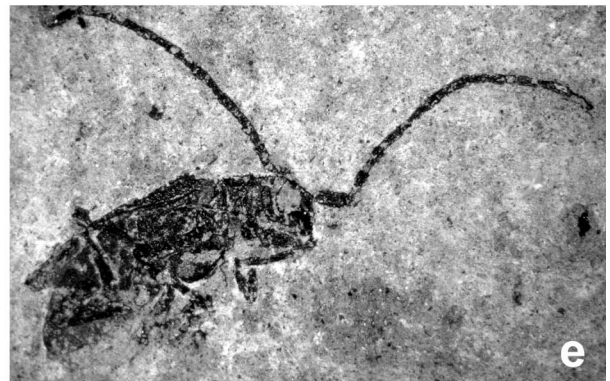
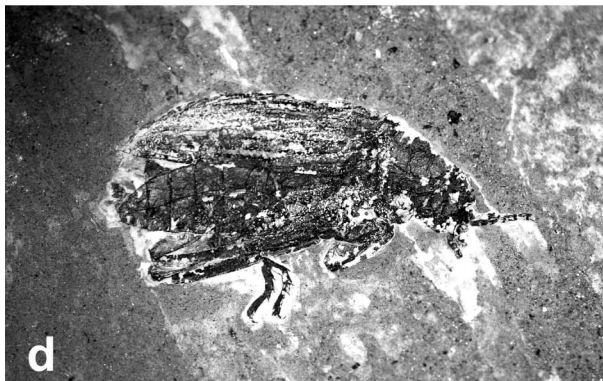
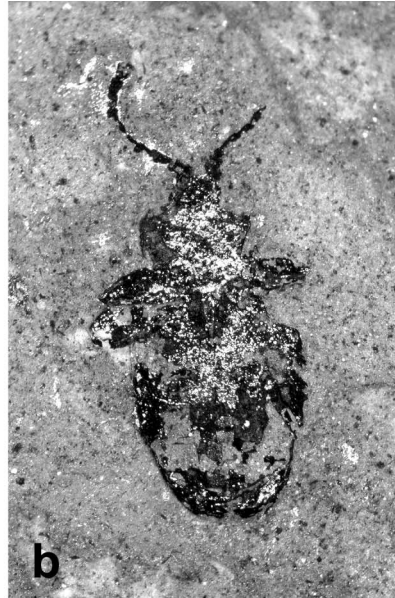
Fig. e: Cerambycidae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 7,15 mm; PE_2000/1186 a+b, LS.

Fig. f: Chrysomelidae: Lamprosomatinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 5,26 mm; PE_1992/194, LS.

Fig. g: Chrysomelidae: Chrysomelinae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 4,99 mm; PE_2000/488 a+b, LS.

Fig. h: Chrysomelidae: Chrysomelinae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge 5,02 mm; PE_1994/5 a+b, LS.

Tafel 12



Tafel 13

Fig. a: Chrysomelidae: Donaciinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; Fossillänge ~5,5 mm; PE_2000/477, LS.

Fig. b: Chrysomelidae: Chrysomelinae gen. et sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung der Antenne; Antennenlänge ~1,75 mm; PE_2000/489 a+b, LS.

Fig. c: Chrysomelidae: Alticinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~5 mm; PE_2000/463, LS.

Fig. d: Chrysomelidae: Alticinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; schwarzer Pfeil: Reste des Hinterflügels; Fossillänge ~5,3 mm; PE_1990/373, LS.

Fig. e: Chrysomelidae: Alticinae gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung des Hinterflügels; weißer Pfeil: markant ausgeprägte Radial-Zelle (Rc); Fossillänge ~5 mm; PE_2000/463, LS.

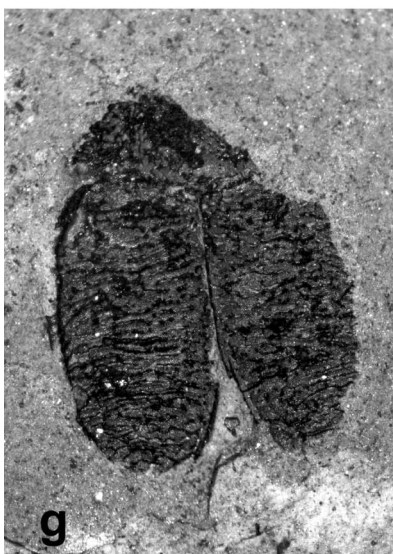
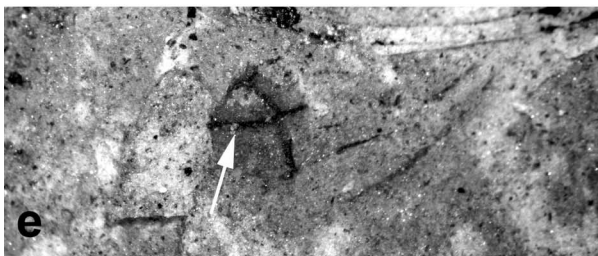
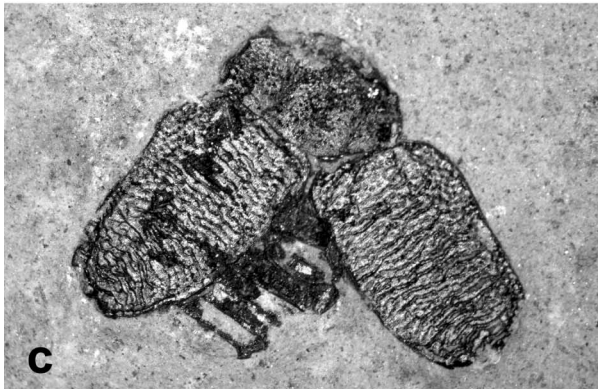
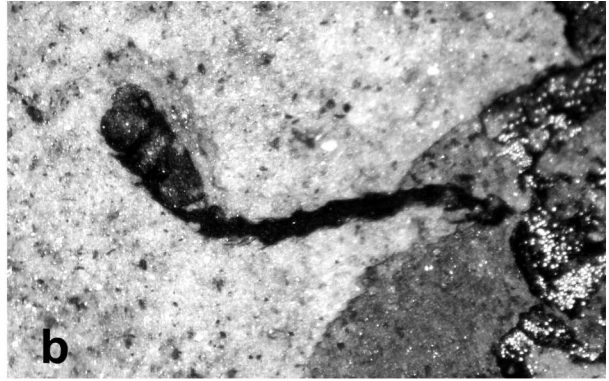
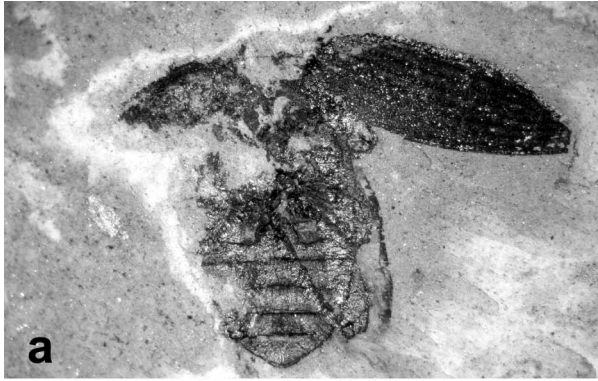
Fig. f: Chrysomelidae: Alticinae? gen. et sp. indet.; isolierte Elytre; Elytrenlänge ~3,64 mm; PE_2000/373 a+b, LS.

Fig. g: Chrysomelidae: Alticinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 4,93 mm; PE_1990/12 b, LS.

Fig. h: Chrysomelidae: Hispinae gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Ventral-Ansicht; schwarze Pfeile: (oben) kräftig entwickelte Antennen, (unten) kräftig entwickelte Femora; Fossillänge ~6,8 mm; PE_1993/112, LS.

Fig. i: Chrysomelidae: Cassidinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 2,56 mm; PE_2000/475, LS.

Tafel 13



Tafel 14

Fig. a: Chrysomelidae indet. "Gruppe 2"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~2,3 mm; PE_2000/521, LS.

Fig. b: Chrysomelidae indet. "Gruppe 4"; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~3,8 mm; PE_1997/4, LS.

Fig. c: Chrysomelidae indet. "Gruppe 6"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~4,8 mm; PE_2000/532, LS.

Fig. d: Chrysomelidae indet. "Gruppe 7"; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~3,5 mm; PE_1994/23 a+b, LS.

Fig. e: Brentidae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 7,83 mm; PE_1992/331 a+b, LS.

Fig. f: Brentidae gen. et sp. indet. 1; Detail-Vergrößerung der Antennen; Antennenlänge 1,68 mm; PE_1992/331 a+b, LS.

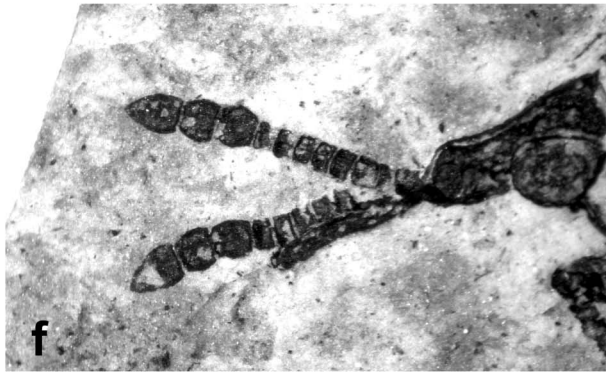
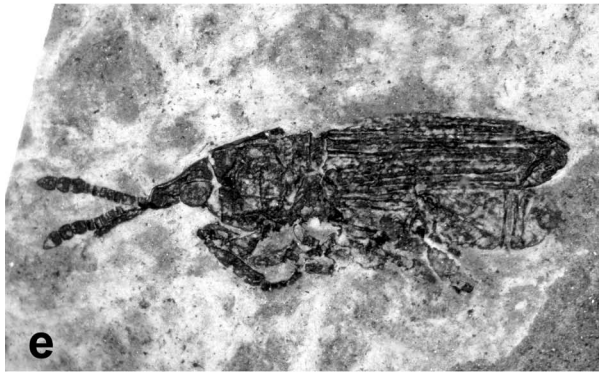
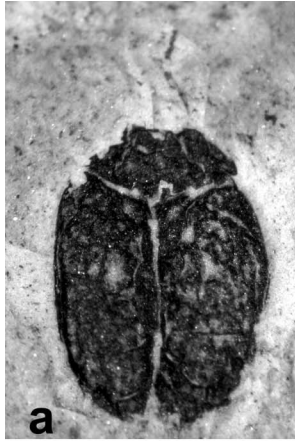
Fig. g: Brentidae gen. et sp. indet. 3; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 4,18 mm; PE_2000/1380, LS.

Fig. h: Brentidae gen. et sp. indet. 4; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 4,45 mm; PE_1992/533, LS.

Fig. i: Curculionidae: cf. *Curculio* sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge (ohne Rostrum) 7,42 mm; PE_1993/155 a+b, LS.

Fig. j: Curculionidae: cf. *Curculio* sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Femora; schwarzer Pfeil: Femur-Zahn; PE_1993/155 a+b, LS.

Tafel 14



Tafel 15

Fig. a: Curculinoidae indet. “Gruppe 2”; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge ~5,8 mm; PE_2000/1719 a+b, LS.

Fig. b: Curculinoidae indet. “Gruppe 4”; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge ~7,8 mm; PE_1993/131 a+b, LS.

Fig. c: Curculinoidae indet. “Gruppe 7”; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge ~5,8 mm; PE_2000/1789 a+b, LS.

Fig. d: Curculinoidae indet. “Gruppe 12”; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge ~4 mm; PE_1996/77 a+b, LS.

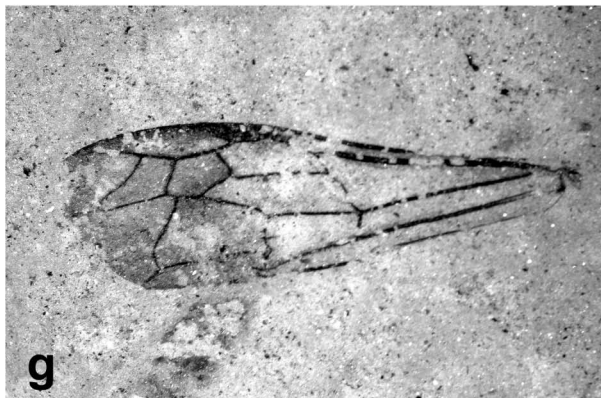
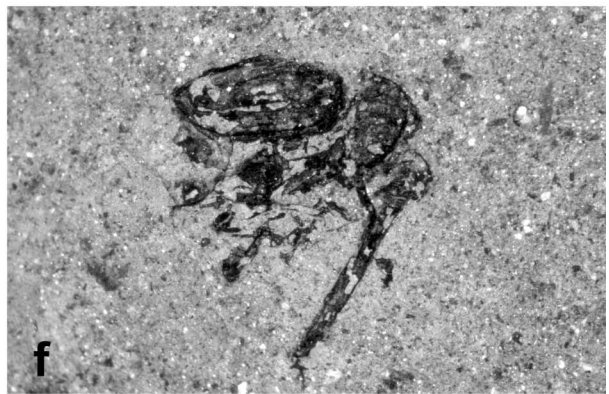
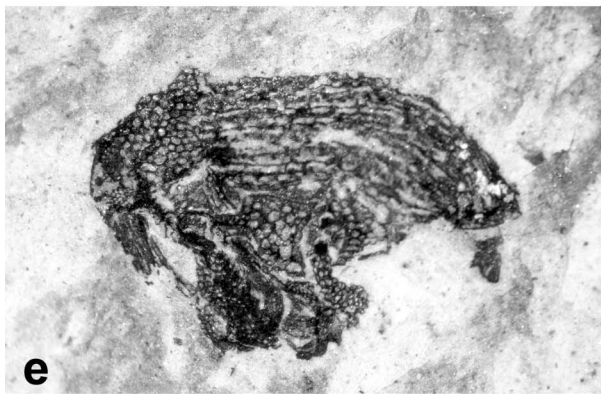
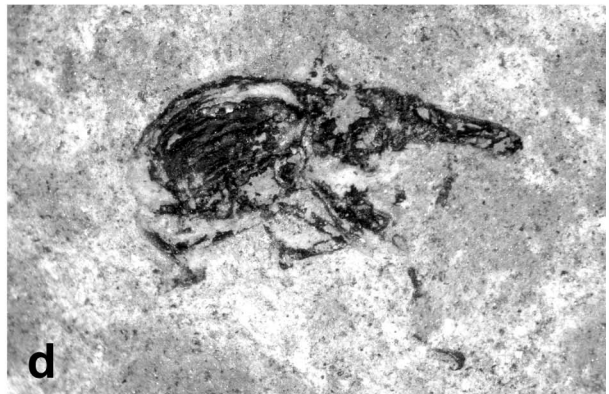
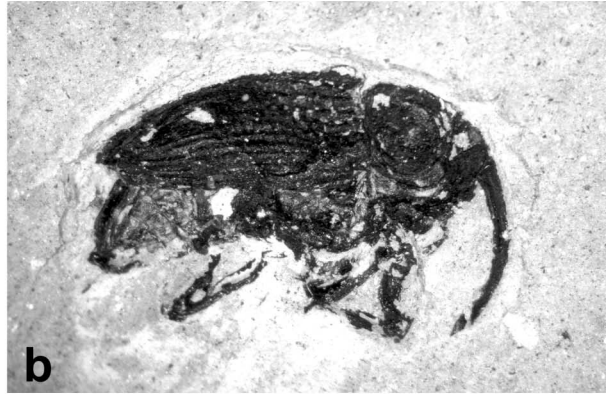
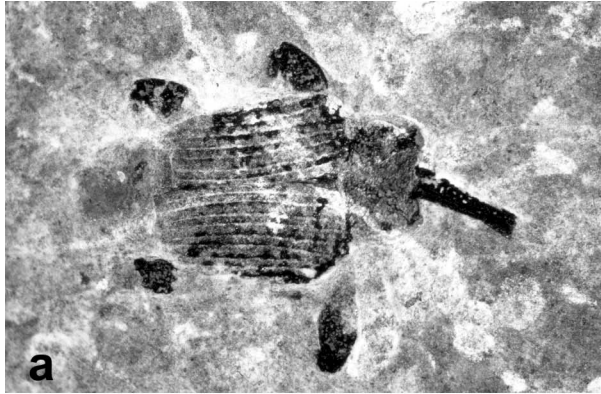
Fig. e: Curculinoidae indet. “Gruppe 16”; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge ~2,7 mm; PE_1990/342, LS.

Fig. f: Curculinoidae indet. “Gruppe 17”; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge ~4,1 mm; PE_2000/1914 a+b, LS.

Fig. g: cf. Crabonidae; isolierter Vorderflügel; Flügellänge 7,02 mm; PE_2000/865, LS.

Fig. h: Megachiliden-Fraßspuren an einem dicotyledonen Blatt; PE_1990/527, LS.

Tafel 15



Tafel 16

Fig. a: Apidae: *Protobombus pristinus* WAPPLER & ENGEL n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht, stellenweise mit Pyrit überzogen; Fossillänge 8,6 mm; PE_2000/863 a+b, LS.

Fig. b: Apidae: *Electrapis prolata* WAPPLER & ENGEL n. sp.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht, stellenweise mit Pyrit überzogen; Fossillänge 8,8 mm; PE_2000/847, LS.

Fig. c: Apidae: *Electrapis prolata* WAPPLER & ENGEL n. sp.; Detail-Vergrößerung des Metabasitarsus; Tarsuslänge 1,34 mm; PE_2000/847, LS.

Fig. d: Apidae: *Electrapis electrapoides* (LUTZ, 1993); nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 8,8 mm; PE_1992/614, LS.

Fig. e: Formicidae: Myrmecinae gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung vom Alitrunk- und Kopfbereich; Kopflänge 1,05 mm; PE_2000/1937, LS.

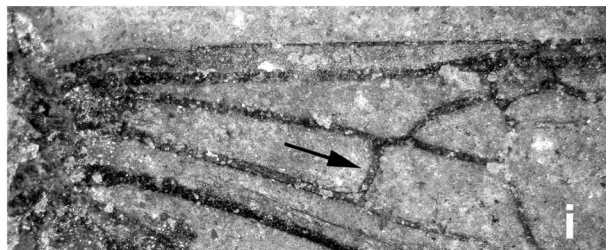
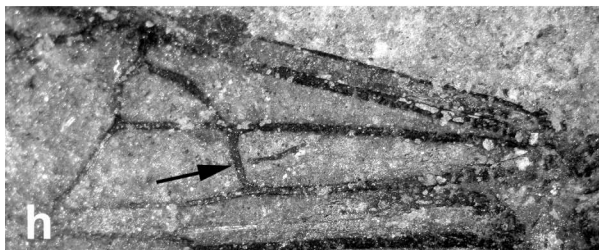
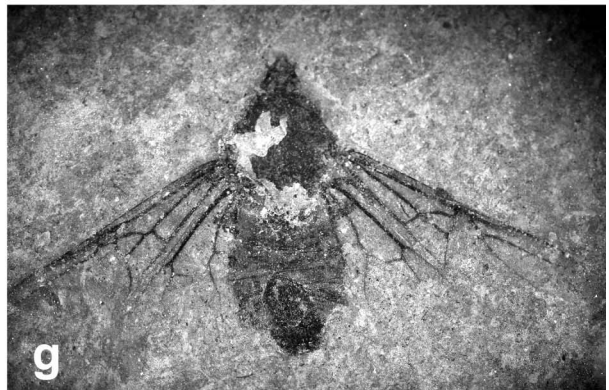
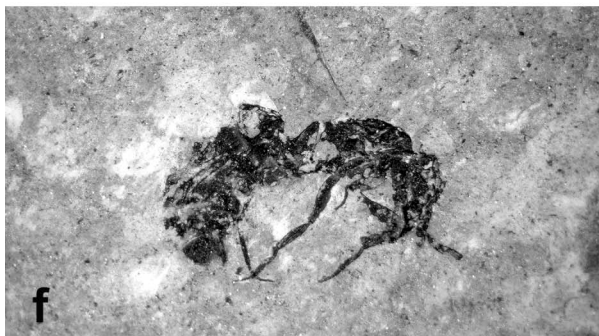
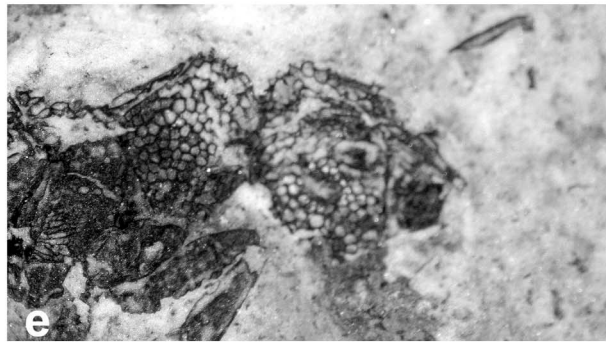
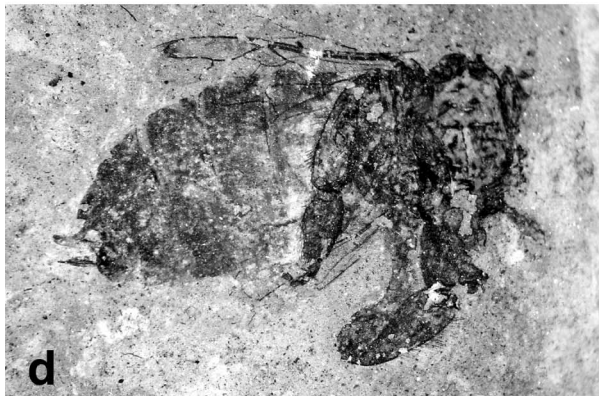
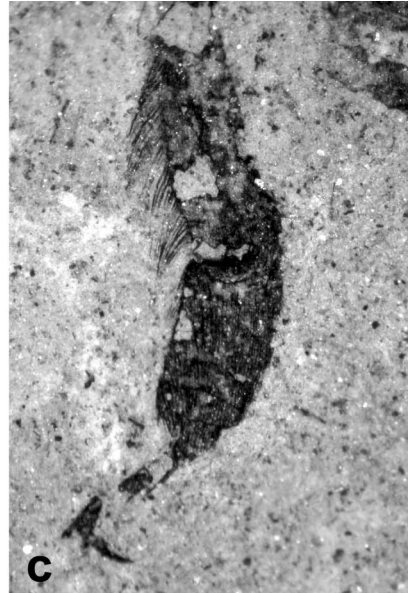
Fig. f: Formicidae: Ponerinae gen. et sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 7,7 mm; PE_1998/7, LS.

Fig. g: Formicidae: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 23,65 mm; PE_2000/3 a+b, LS.

Fig. h: Formicidae: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986; Detail-Vergrößerung des basalen linken Flügelbereiches; schwarzer Pfeil: Lage der Querader cu-a; PE_2000/3 a+b, LS.

Fig. i: Formicidae: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986; Detail-Vergrößerung des basalen rechten Flügelbereiches; schwarzer Pfeil: Lage der Querader cu-a; PE_2000/3 a+b, LS.

Tafel 16



Tafel 17

Fig. a: Formicidae: *Formicium* sp. aff. *F. giganteum* LUTZ, 1986; Detail-Vergrößerung der Stigmenöffnungen im Abdominalbereich; weiße Pfeile: Reste einer Stigmenöffnung; PE_2000/3 a+b, LS.

Fig. b: Ichneumonidae gen. et sp. indet. 1; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 3,9 mm; PE_1994/175, LS.

Fig. c: Tipulidae gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Antennen; weiße Pfeile: Kranz von Sinnesborsten an der Basis der einzelnen Antennenglieder; Flagomerlänge 0,54 mm; PE_2000/844, LS.

Fig. d: Limoniidae: *Dicranoptycha* cf. *megaphallus*; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 9,6 mm; PE_2000/843, LS.

Fig. e: Chironomidae gen. et sp. indet. (Exuvie); nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Cephalothoraxlänge 0,81 mm; PE_1997/50, LS.

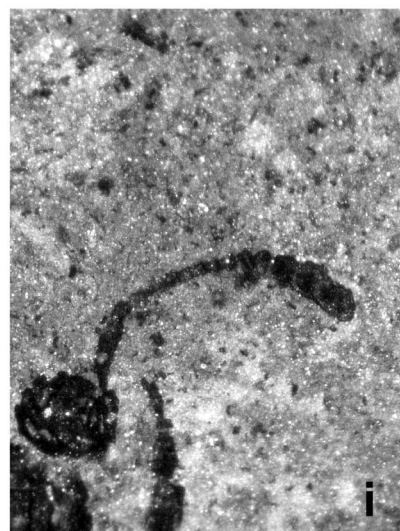
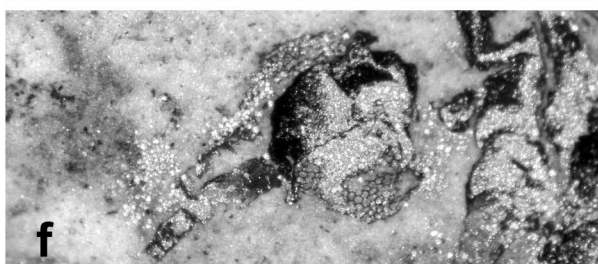
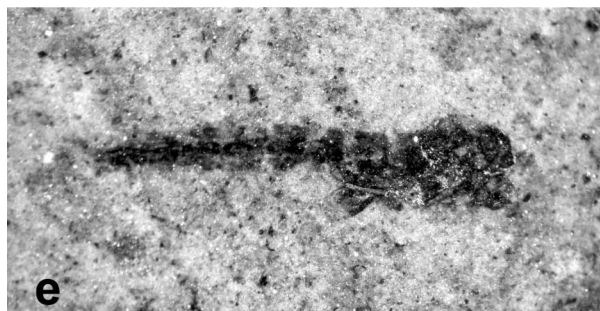
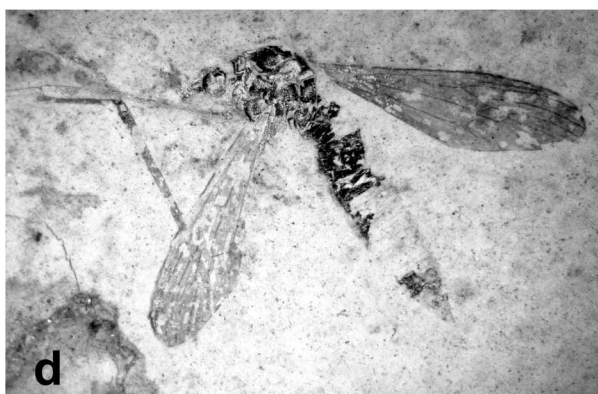
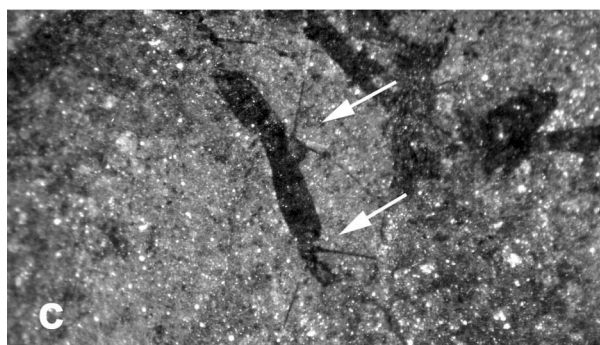
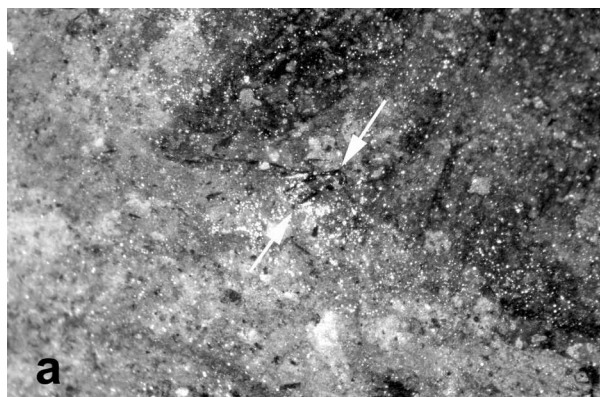
Fig. f: Limoniidae: *Dicranoptycha* cf. *megaphallus*; Detail-Vergrößerung des Kopfbereiches; Kopfbreite 0,81 mm; PE_2000/843, LS.

Fig. g: Chironomidae gen. et sp. indet. (Köcher?); vollständig erhaltener Köcher; Köcherlänge 3,56 mm; PE_1990/1014 a+b, LS.

Fig. h: Scelionidae gen. et sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge (ohne Antennen) 1,89 mm; PE_2000/868, LS.

Fig. i: Scelionidae gen. et sp. indet.; Detail-Vergrößerung der Antenne; Antennenlänge 0,72 mm; PE_2000/868, LS.

Tafel 17



Tafel 18

Fig. a: Bibionidae: *Plecia* sp. indet.; isoliertes Flügelfragment; Flügellänge 4,6 mm; PE_2000/845, LS.

Fig. b: Empididae sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht; Fossillänge 5,67 mm; PE_2000/862 a+b, LS.

Fig. c: Bombyliidae sp. indet.; nahezu vollständig erhaltenes Exemplar in Lateral-Ansicht, Bereiche von Kopf und Thorax sind mit Pyrit überzogen; Fossillänge 4,78 mm; PE_2000/860, LS.

Fig. d: Syrphidae sp. indet.; vollständig erhaltenes Exemplar in Dorsal-Ansicht; Fossillänge 8,4 mm; PE_2000/861, LS.

Fig. e: Syrphidae sp. indet.; Detail-Vergrößerung des Kopfes; schwarzer Pfeil: erhaltene Arista; Kopflänge 1,5 mm; PE_2000/861, LS.

Fig. f: Trichoptera-Köcher "Typ I"; Köcherlänge 4,67 mm; PE_2000/47, LS.

Fig. g: Trichoptera-Köcher "Typ II"; Köcherlänge ~13 mm; PE_2000/59, LS.

Fig. h: Trichoptera-Köcher "Typ III"; Köcherlänge 17,38 mm; PE_2000/69, LS.

Tafel 18

